Mitt. Bot. München 15	p. 243 - 329	15.09.1979	ISSN 0006-8179

DIE GATTUNG AMELLUS L. (ASTERACEAE – ASTEREAE)

ALLGEMEINER TEIL

von

A. ROMMEL

Einleitung 244
Historischer Überblick 247
Morphologie und Anatomie 255
Wurzel 255
Wuchsform und Lebensdauer 255
Verzweigung 256
Blattstellung 263
Blätter 264
Behaarung 266
Pedunkeln 268
Sekundäre Hochblatthülle 268
Involucrum 269
Hüllschuppen 270
Köpfchenboden 273
Spreuschuppen 274
Anordnung und Art der Einzelblüten im Köpfchen 275
Zungenblüten 277
Röhrenblüten 279
Antheren 281
Pollen 282
Griffel 283
Pappus 284
Achänen 289
Achänenhaare 293
Ausbreitung 295
Cytologie 297
Kultur der Arten 297
Chromosomenzahlen 299
Gattungsgliederung 308
Geographische Verbreitung 314
Zusammenfassung 320
Literaturverzeichnis 321

EINLEITUNG

Innerhalb der Astereae beanspruchen nach heutiger Sicht die teilweise annuellen Vertreter trockener Klimate besondere Beachtung. Es handelt sich dabei einerseits um australische Gattungen wie z.B. Calotis und Brachycome, dann relativ zahlreiche Genera im südlichen Nordamerika und Mexiko, Haplopappus sei hier stellvertretend genannt, und schließlich entsprechende Gattungen in Südafrika.

Ihnen gemeinsam ist neben der Ableitung zur Einjährigkeit auch eine karyologische Differenzierung, die zu einem dysploiden Absinken der Chromosomenzahl führt (Haplopappus und Brachycome bis n = 2). Es handelt sich augenscheinlich um Gattungen, die relativ plastisch sind und eine Reihe von charakteristischen morphologischen Veränderungen zeigen. Für Afrika wurde, nachdem die annuellen Vertreter der Grangeinae als einer wohl ursprünglicheren Gruppe zugehörend ausgeschlossen wurden (GRAU 1977 p. 558), bisher nur Felicia (GRAU 1973) genauer untersucht. Als zweite Gattung mit ähnlichem Evolutionsmuster wird hier Amellus behandelt.

Die Arbeit besteht aus zwei Abschnitten. Der hier vorgelegte allgemeine Teil umfaßt generelle Aspekte wie Gattungsgliederung, Cytologie, Entwicklungstendenzen bei einzelnen Merkmalen und geographische Verbreitung. Im speziellen Teil (ROMMEL 1977) werden die einzelnen Sippen beschrieben.

Zu Beginn der Untersuchungen war in Erwägung gezogen worden, in begrenztem Umfang auch chemische Daten als weitere Merkmalskategorie und zur Gliederung der Gattung heranzuziehen. Meine dünnschichtchromatographischen Voruntersuchungen an Herbarmaterial zeigten einerseits eine weitgehende Übereinstimmung in der Zusammensetzung des ätherischen Öls der verschiedenen Arten, was ein Argument für die Zusammengehörigkeit der Gattung wäre, andererseits spiegelten sie im Bereich der Blattphenole die divergente Entwicklung der einzelnen Komplexe wider. Verwandte Arten, wie z.B. die Sippen der asteroides-Gruppe, wiesen ein relativ ähnliches Phenolmuster auf, während isoliert stehende Arten auch hier ihre Eigenständigkeit andeuteten. Es war jedoch nicht möglich, wirklich vergleichbares Material zu beschaffen, um diese vielversprechenden Ergebnisse in reproduzierbaren Versuchen zu bestätigen: die Hoffnung, nach und nach alle Sippen in Kultur zu bekommen, erfüllte sich leider nicht, und im verfügbaren Herbarmaterial fanden sich nicht von allen Sippen Exemplare, die im gleichen Jahr oder auch nur Jahrzehnt gesammelt worden waren, von gleichem Reifegrad ganz abgesehen. Die jüngste Aufsammlung von A. capensis z.B. stammt aus dem Jahre 1941,

während andererseits A. reductus nicht vor 1960 belegt ist. Vergleichstests an verschieden alten Herbarbelegen derselben Sippe zeigten, daß unter diesen Bedingungen keine eindeutigen Aussagen möglich sind.

Ein Hauptanliegen der Untersuchungen war die Klärung der Frage, ob es sich bei Amellus überhaupt um eine eigenständige Gattung handelt oder ob möglicherweise ein Produkt konvergenter Entwicklung heterogener Ausgangssippen vorliegt. Für die letztere Möglichkeit würde sprechen, daß sich kaum ein Merkmal finden läßt, das alle Arten von Amellus charakterisiert und sie gleichzeitig gegen die Nachbargattungen abgrenzt. Für praktisch alle Merkmale, die zur Umschreibung der Gattung herangezogen werden, wie das Vorhandensein von Spreuschuppen, der Aufbau des Pappus aus fünf Borsten und Schuppen oder das Fehlen von Ölbehältern auf den Achänen, müssen einzelne Arten ausgenommen werden. Im Laufe der Untersuchungen stellte sich jedoch eindeutig heraus, daß sich alle Sonderbildungen über Zwischenformen auf den jeweiligen Grundtyp zurückführen lassen. Alle Arten, die eines der für die Gattung typischen Merkmale in abweichender Ausprägung aufweisen oder ganz vermissen lassen, entsprechen dafür in anderen Merkmalen durchaus der Normalform. Wir haben es also mit einem stark heterobathmisch geprägten Artenkomplex zu tun, der Sippen mit unterschiedlich intensiver und in unterschiedlicher Richtung verlaufender Ableitung umfaßt, aber einer homogenen Ausgangsgruppe entstammt. Ein Merkmal kennzeichnet jedoch alle Arten der Gattung und läßt gleichzeitig Rückschlüsse auf die abgeleitete Stellung von Amellus innerhalb der Astereae zu. Es ist dies die Ausbildung der U-Zellen der Testaepidermis, die in allen Fällen kleiner und zarter sind als normalerweise bei anderen Astereae. Dies ist hier sicherlich kein ursprüngliches Merkmal, sondern stellt eine Reduktion dar, da der Schutz des Embryos auf unterschiedliche andere Weise gewährleistet wird. Gleichzeitig rücken einige charakteristische Merkmale wie z. B. Spreuschuppen, fünfzähliger Pappus und hell gefärbte Achänen Amellus etwas ab von dem enger verwandten Komplex der übrigen in diesen Bereich gehörigen südafrikanischen Astereae wie Felicia, Chrysocoma und auch Mairea. Amellus stellt daher eine etwas isolierte Sonderentwicklung dar.

Meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. J. GRAU, gilt mein herzlicher Dank für seine vielfältige Unterstützung, klärende Diskussionen bei allen Problemen und seine unermüdliche Hilfsbereitschaft beim Entstehen dieser Arbeit. Herrn Prof. Dr. H. MERXMÜLLER, dem die Gattung Amellus immer sehr am Herzen lag, danke ich aufrichtig für das entgegengebrachte Interesse und für wichtige Hinweise. Ihm und Herrn Dr. H.-Ch. FRIEDRICH verdanke ich außerdem wertvolles lebendes Material.

Von meinen Kollegen möchte ich besonders Herrn Dr. K. P. BUTTLER danken, dessen Anregung und Kritik der Arbeit manche Impulse gaben. Herrn Dr. H. W. LACK, Berlin, verdanke ich wichtige Informationen zu dortigem Typusmaterial. Herr Dr. H. ROESSLER übernahm freundlicherweise die Durchsicht der lateinischen Diagnosen. Frau Dr. A. SCHREIBER gewährte mit Einblick in ihre Handschriftensammlung. Frau G. KÜHLHORN war mir besonders beim Arbeiten mit dem Rasterelektronenmikroskop behilflich.

Reisekostenzuschüsse des Instituts für Systematische Botanik ermöglichten den Besuch der Herbarien in Zürich und London. Dort wie auch bei meinen weiteren Herbarbesuchen in Edinburgh , Paris, Tübingen, St. Louis (Missouri), Urbana (Illinois) und Chicago (Illinois) fand ich überall freundliche Aufnahme und hilfreiche Unterstützung.

Allen, durch deren Mithilfe das Ausleihen von wertvollem Herbarmaterial aus aller Welt ermöglicht wurde oder die in anderer Weise am Zustandekommen dieser Arbeit beteiligt waren, sei von Herzen Dank gesagt.

HISTORISCHER ÜBERBLICK

Das Bekanntwerden der einzelnen Sippen und damit der Verlauf der nomenklatorischen Geschichte der Gattung ist in Tabelle 1 chronologisch zusammengestellt. Aus Platzgründen wurden Neubeschreibungen, Kombinationen und Kommentare zu A m e l l u s außerhalb der Gattung im LINNÉschen Sinne in einer Spalte zusammengefaßt. Ein Anspruch auf Vollständigkeit der Liste kann begreiflicherweise nicht erhoben werden, es wurden jedoch weitaus die meisten Kommentare zu A m e l l u s erfaßt.

Nur eine Art, der heutige A. a s t e r o i d e s , war wegen des Vorkommens im eigentlichen Kapgebiet schon vor 1753 in Europa bekannt und wurde unter verschiedenen Namen in botanischen Gärten kultiviert und schon 1739 abgebildet. Diese Art wurde von LINNÉ 1753 in den Species Plantarum als V e r b e s i n a a s t e r o i d e s beschrieben. Erst 1759 (a) machte LINNÉ sie als A m e l l u s l y c h n i t i s zur Typusart seiner neuen Gattung, zu der er noch eine weitere Art, A. u m b e l l a t u s , rechnete. Die beiden Arten gehören jedoch verschiedenen Gattungen (A m e l l u s und L i a b u m) und sogar verschiedenen Triben an (CASSINI 1823 a: "une association monstrueuse"). Dies sowie die Tatsache, daß schon 1756 der Name A m e l l u s von P. Browne für eine andere Gattung (die heutige M e l a n t h e r a Rohr) verwendet worden war, führte zu beträchtlicher taxonomischer Verwirrung. Zudem trat der Gattungsname A m e l l u s ein drittes Mal bei ADANSON (1763) auf, hier im Sinne von A s t e r a m e l l u s, und schließlich noch einmal bei OPIZ (1852), der die von NEES (1833) benannte A s t e r - Sektion A m e l l u s zur Gattung erhob. Von der Vielzahl der unter "A m e l l u s" beschriebenen oder kombinierten Arten beziehen sich daher nur wenige auf A m e l l u s L., basierend auf A. l y c h n i t i s (= A. a s t e r o i d e s). Heute ist A m e l l u s L. gegenüber A m e l l u s P. Browne geschützt. (Literatur Amellus-Liabum: LAMARCK 1783, CASSINI 1823a, SCHULTZ Bip. 1863, ROBINSON & BRETTELL 1973, 1974; Amellus-Melanthera: CASSINI 1823b, PARKS 1973, D'ARCY 1975; Amellus-Aster: CASSINI 1825, HOLUB & POUZAR 1967).

Tabelle 1: Chronologische Übersicht der mit A m e l l u s verbundenen Art- und Gattungsnamen.

● Neubeschreibung bzw. -kombination
○ Zitierung ohne Rang- oder Namensänderung
* Abbildung

_____ gültige Namen bzw. Epitheta
------- Synonyme und auszuschließende Sippen
..... in A m e l l u s einzubeziehende Gattungen

Tabelle 1: Chronologische Übersicht der mit Amellus verbundenen Art- und Gattungsnamen.

	Jahr	Autor	Bemerkungen	capensis	ast. mollis	ast. ast.	tenuifolius	alt. ang.	alt. alt.	flosculosus	coilopodius	trid. aren.	trid. oliv.	trid. trid.	strig. strig.	strig. ps.	strig. sc.	reductus	microgl.	nanus	epaleaceus	≠Amellus L
	1737	Linné	Buphthalmum foliis oppositis			●																
	1739	Breyne	Chrysanthemum africanum			*																
1750	1753	Linné	Verbesina asteroides			●																
	1756	P. Browne	Amellus (=Melanthera)																			●
	1759	Linné	Amellus																			
			A. lychnitis, umbellatus			●																●
1760	1761	Hill	A. lychn., umb., Verb. ast.			*																*
	1763	Linné	A. lychnitis, ? A. umbellatus			○																○
	1767	Bergius	A. lychnitis			○																
	1768	Burman	A. tenuifolius, lychnitis			○	●															
	1769	Miller	A. lychnitis, umbellatus			○																○
1770																						
1780	1783	Lamarck	A. umbellatus "n' a pas lieu dans les deux autres espèces"			○	○															○
	1787	Forster	A. diffusus																			●
	1788	Walter	A. carolinianus																			●
	1789	Gaterau	A. divaricatus, mutabilis, officinalis, speciosus																			●
1790	1791	Gaertner	A. lychnitis			*																●
	1792	Rohr	Melanthera																			●
	1796	Jaquin	A. lychnitis			*																
	1796	Salisbury	A. pallidus			●																

	Tabelle 1 (Fortsetzung)			cap	ast	ten	alt	flo	coi	trid	strig	red	mi	nan	ep	≠A
1800	1800	Roth	A. alternifolius				●									
	1800	Thunberg	A. lychnitis, Aster strigosus		○						●					
	1803	Willdenow	A. annuus, lychnitis, diffusus		○		●									○
	1805	Pott	A. lychnitis, annuus		○		○									
	1809	Willdenow	A. pedunculatus													●
1810	1813	Aiton	A. lychnitis		○											
	1814	Pursh	A. spinulosus, villosus													●
	1816	Cassini	Amellus													
	1817	Cassini	A. lychnitis, annuus; diffusus excl.		○		○									○
1820	1821	Steudel			○	○	○									○
	1822	Link	A. lychnitis		○											
	1823	Lamarck	A. lychnitis, umbellatus		*											*
	1823	Cassini	A. lychn., annuus; umb. excl.		○		○									○
	1823	Cassini	Melanthera - Amellus													
	1825	Cassini	A. anisatus, lychn., annuus		○	●	○									
1830	1831	Lessing	A. strigosus, rosmarinifolius								●					●
	1833	Nees	A. lychn., anis., strig., annuus		○	○	○				○					
	1836	De Candolle	A. lychn., ten., hispidus (ß angustissimus), flosculosus, scabridus, anis., strig., coilopodius, nanus, ann., tridactylus, microglossus; 8 spp. excl.		○	○	●-●	●	●	●	○	●	●	●		○
1840	1840	Steudel	Kaulfussia amelloides		○	○	○	○	○		●	○	○	○		○
	1843	Walpers	Haenelia capensis	●												
	1844	Schultz-B.	Kraussia capensis	●												
1850	1852	Opiz	A. hirsutus, novae-belgii, salignus, vulgaris													● ●

Tabelle 1 (Fortsetzung)

				cap	ast	ten	alt	flo	coi	trid	strig	red	mi	nan	ep	≠ A
1860	1865	Harvey	A. lychnitis (ß flosculosus = A. cap.), hispidus (ß angustissimus, γ flosculosus), scabridus, ? anisatus, strigosus (3 var.), coilopodius, microglossus, nanus	●	○		○	●	○		○	○	○	○		
1870	1873	Bentham	"8 species"													
1880	1887	Sessé & Moc.	A. linearis, paniculatus													●
1890	1891	Kuntze	A. abyssinicus, angustifolius, asper, discoideus, echinocephalon, lanceolatus, latifolius, madagascariensis, microphyllus, niveus, oxylepis, pungens, scandens													● ● ● ● ● ●
	1893	O. Hoffmann	A. epaleaceus, "9 Arten"												●	
1900	1904	Moore	A. arenarius							●						
1910	1911	Heering	A. humilis							●						
	1912	Jackson	A. fruticosus		●											
	1914	Druce	A. asteroides		●											
	1917	Dinter	SWA: A. arenarius, epaleaceus, humilis							○					○	

Tabelle 1 (Fortsetzung)

				cap	ast	ten	alt	flo	coi	trid	strig	red	mi	nan	ep	≠A
1920																
1930	1932	Hutchinson	A. capensis	●												
	1932	Marloth	"species 12"													
	1935	Range	Namaland: A. arenarius, coilopodius, epaleaceus, humilis, strigosus, Pegolettia arenicola (= A. flosculosus)					●	○	○	○				○	
1940																
1950	1950	Levyns	Cape Peninsula: A. asteroides, capensis	○	○											
	1950	Phillips	Susanna S. epaleacea, microglossa										●		●	
	1954	Merxmüller	A. epaleaceus, microglossus										○		○	
1960	1966		Amellus nomen conserv.													
	1967	Holub & P.	4 spp. excl.													
	1967	Merxmüller	SWA: A. epaleaceus, flosculosus, nanus, strigosus (incl. humilis, arenarius)					○			○			○	○	
1970	1973	Parks	Melanthera													○
	1977	Rommel	A. ast. subsp. mollis, alt. subsp. angustissimus, trid. subsp. arenarius, trid. subsp. olivaceus, strig. subsp. pseudoscabridus, strig. subsp. scabridus, reductus	○	● ○	○	● ○	○	○	● ● ○	○ ● ●	●	○	○	○	○
				capensis	ast. mollis	ast. ast.	tenuifolius	alt. ang.	alt. alt.	flosculosus	coilopodius	trid. aren.	trid. oliv.	trid. trid.	strig. strig.	strig. ps.	strig. sc.	reductus	microgl.	nanus	epaleaceus	≠Amellus L

Daß A. umbellatus zur Gattung gehört, wurde schon 1763 von LINNÉ selbst bezweifelt, 1783 von LAMARCK und 1823 (a) von CASSINI ausgeschlossen.

Als zweite zur Gattung gehörende Art nannte BURMAN 1768 A. tenuifolius, der ebenfalls im Kapgebiet vorkommt und so relativ früh seinen Weg nach Europa fand.

Auf diesem geringen Bekanntheitsgrad verblieb die Gattung bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts, wo für zwei weitere Arten (A. alternifolius und A. strigosus) mehrere Namen auftauchten. Von diesen wurde "A. annuus" zunächst statt A. alternifolius, später im Sinne von A. strigosus verwendet bzw. oft zusätzlich aufgezählt. Diese Konfusion beruht wohl auf einer Verwechslung der beiden Sippen durch die ähnliche Blattform.

Ein weiterer nicht eindeutiger Name, A. anisatus, wurde ebenfalls lange Zeit hindurch immer wieder als eigene Art aufgeführt, jedoch fast immer ohne Zitierung einer Aufsammlung. Es scheint, daß CASSINI A. tenuifolius nicht kannte und daher diese Art ein zweites Mal als A. anisatus beschrieb. Sein Typusexemplar weicht allerdings, ähnlich wie einige weitere Pflanzen der Art auch, etwas vom Normaltyp ab, weshalb niemand ein Synonym vermutete (siehe Artbeschreibung A. tenuifolius).

Ein sprunghaftes Ansteigen der Zahl der bekannten Arten ergab sich durch DREGEs umfassende Sammlungen. Vor allem neue Sippen aus Namaqualand und vom unteren Oranje fanden Eingang in DE CANDOLLEs Prodromus (1836), wo nun schon zwölf Arten genannt wurden.

Relativ spät für eine Art des engeren Kapgebietes wurde 1843 A. capensis als Haenelia capensis bzw. 1844 als Kraussia capensis beschrieben. Dies scheint ein Hinweis darauf zu sein, daß die Art, von der nur wenige Belege bekannt sind, wirklich nicht häufig ist. Auch in keiner der älteren Aufsammlungen von A. asteroides, mit dem die Art verwechselt werden könnte, finden sich Exemplare von A. capensis.

HARVEYs Bearbeitung der Gattung (1865) stützte sich im wesentlichen auf DE CANDOLLEs genaue Beschreibungen. HARVEY erkannte, daß es sich bei Haenelia bzw. Kraussia capensis um einen Amellus handelt, bezog die Sippe jedoch zusammen mit A. tenuifolius in A. lychnitis (= A. asteroides) ein. Er faßte auch noch einige

andere Arten zusammen, so A. flosculosus mit A. hispidus (= A. alternifolius) und A. tridactylus mit A. strigosus. Die meisten seiner eingezogenen Arten lassen sich als Varietäten weiter verfolgen. Die drei Varietäten, in die er A. strigosus unterteilte, können allerdings nicht eindeutig zugeordnet werden. HARVEY trennte diese drei Varietäten nach der Blattform und zitierte zu jeder Sippe mehrere Belege, die jedoch in der Form der Achänenhaare für jede Varietät das ganze Spektrum der strigosus - Gruppe umfassen. Diese Problematik wird im systematischen Teil im Abschnitt "A. strigosus - Gruppe" genauer besprochen.

Nach HARVEYs Neugliederung bestand die Gattung nur noch aus acht anerkannten Arten (inklusive A. "anisatus"). Diese Zahl wurde von BENTHAM 1873 offensichtlich übernommen.

Die Namen der beiden "Amellus" - Sippen, die erst 1887, also rund hundert Jahre nach der Expedition von SESSÉ & MOCIÑO (1787-1803) veröffentlicht wurden, lassen sich heute nicht mehr sicher zuordnen. Die Arten können jedoch nach der Beschreibung und der angegebenen Herkunft (Mexiko) aus Amellus L. ausgeschlossen werden. Zu den Hintergründen der Expedition, den Umständen, die zum Verschwinden wesentlicher Teile der Sammlungen führten, und der allgemeinen Problematik der späten Veröffentlichung des Manuskripts von SESSÉ & MOCIÑO mit Namen von zahllosen "neuen" (inzwischen aber oft längst beschriebenen) Sippen sei auf die Arbeit von MC VAUGH (1977) verwiesen.

Um die Wende zum 20. Jahrhundert setzte, wohl im Zusammenhang mit der Kolonialisierung Südwestafrikas, eine erneute eifrige Sammeltätigkeit in diesem Bereich ein, wodurch einige weitere Sippen bekannt wurden (z. B. A. epaleaceus).

Die Amellus - Arten Südwestafrikas werden in MERXMÜLLERs Prodromus (1967) bearbeitet, während es um die Arten Südafrikas lange ziemlich still blieb, abgesehen von einzelnen Hinweisen auf A. strigosus oder zwei Abbildungen von A. asteroides in Bildbänden über die Flora des südwestlichen Kapgebietes (RICE & COMPTON 1951; MASON, DU PLESSIS & Coll. 1972). Überhaupt ist bemerkenswert, daß von allen Arten der Gattung immer nur A. asteroides Eingang in Tafelwerke fand.

Es fällt auf, daß in den wenigen Abhandlungen, die sich mit Amellus als Gattung befassen, trotz der relativen Heterogenität nie eine Gliederung in Sektionen vorgeschlagen wurde. DE CANDOLLE und später HARVEY begnügten sich mit der Trennung

der Sippen in Mehrjährige und Annuelle. Diese Einteilung muß aber wegen potentiell mehrjähriger Sippen wie A. strigosus unbefriedigend bleiben. Bei dem geringen Umfang der Gattung ist es jedoch nicht angebracht, Sektionen aufzustellen. So gerechtfertigt eine Behandlung als Sektionen bei Komplexen wie der asteroides - Gruppe und der strigosus - Gruppe auch erscheint, die zwangsläufige Folge wäre ein Aufsplittern der übrigen, vor allem der abgeleiteten Sippen auf gleichwertige Mini-Sektionen von jeweils nur ein bis zwei Arten Umfang.

Als Glück für die Gattung in nomenklatorischer Hinsicht erwies sich die Tatsache, daß die zunächst beschriebenen Arten relativ nahe verwandt sind und zur Umschreibung von Amellus primär das sicher künstliche Abtrennungsmerkmal der Spreuschuppen herangezogen wurde. Die Arten mit reduzierten oder fehlenden Spreuschuppen wurden erst später bekannt und dank der Weitsicht DE CANDOLLEs bzw. HOFFMANNs als zur Gattung gehörend erkannt. So blieb Amellus das Schicksal anderer Astereen-Gattungen erspart, abwechselnd in Aster einbezogen und auf andere kleinere Gattungen aufgeteilt zu werden. Nur eine Art, A. strigosus, wurde zunächst unter Aster beschrieben. Andere außerhalb von Amellus genannte nomina nuda wie z.B. Pegolettia arenicola oder Kaulfussia amelloides waren offensichtlich nur als provisorische Herbarnamen gedacht. Bei Haenelia bzw. Kraussia handelt es sich um eine monotypische Gattung, die eindeutig Amellus zuzuordnen ist. Lediglich bei der Beschreibung von Susanna (PHILLIPS 1950) wurde der Versuch gemacht, zwei Amellus - Arten (A. microglossus und A. epaleaceus) wegen fehlender Spreuschuppen auszugliedern und mit einer Felicia - Art (F. namaquana) zu einer neuen Gattung zu vereinen. Die von MERXMÜLLER (1954) angeführten Gründe haben jedoch verhindert, daß diese neue heterogene Gattung sich durchsetzen konnte.

MORPHOLOGIE UND ANATOMIE

Im folgenden Kapitel sollen wesentliche Merkmale der Gattung im einzelnen erörtert und ihre Abwandlungen bei den verschiedenen Arten dargestellt werden. Überlegungen zur Entwicklungsrichtung schließen sich gegebenenfalls an und bilden die Grundlage zu einer schematischen Darstellung der Organisationshöhe und den Beziehungen der Arten im Abschnitt "Gattungsgliederung". Die Anordnung der Merkmale folgt der bei den Artbeschreibungen im systematischen Teil.

Wurzel

Bei allen Arten der Gattung A m e l l u s ist ein deutliches Vorherrschen der Hauptwurzel gegenüber den Seitenwurzeln festzustellen. Bei den mehrjährigen Arten der a s t e r o i d e s - Gruppe, vor allem bei A. f l o s c u l o s u s , führt dies zur Bildung von kräftig verdickten Pfahlwurzeln, die maximal 1-2 cm, in Ausnahmefällen sogar bis 5 cm Durchmesser erreichen können; die Seitenwurzeln sind hier nur dünn und fädig ausgebildet. Bei den annuellen Sippen ist das Wurzelsystem stärker verzweigt. Hier werden die Hauptwurzeln maximal 3-5 mm, die Seitenwurzeln höchstens halb so dick, gleichen sich also den Hauptwurzeln zunehmend an.

Wuchsform und Lebensdauer

Die Gattung umfaßt das Spektrum von Zwerg- und Halbsträuchern über mehrjährige zu einjährigen Kräutern mit zum Teil sehr kurzer Lebensdauer. Mehr als die Hälfte der Sippen sind Annuelle, was als Anpassung an die extrem trockenen Standorte in Wüste bzw. Karroo gesehen werden muß. Bei A. s t r i g o s u s mit seinen Unterarten, der in nicht ganz so trockenen Gebieten wächst, handelt es sich im Prinzip auch um Einjährige. Sie sind jedoch in der Lage, unter günstigen Umständen eine Trockenperiode zu überstehen und wieder auszutreiben. Diese Lebensform ist auch von anderen Compositen bekannt, z.B. R e l h a n i a b i e n n i s (BREMER 1976). Eindeutig mehrjährige Kräuter, halbstrauchige Formen und bei einer Art (A. f l o s c u l o s u s) auch Zwergsträucher treten bei den Sippen der a s t e r o i d e s - Gruppe in den Vordergrund.

Die Diskussion darüber, ob bei den Compositen krautiger Habitus als ursprünglich oder abgeleitet zu werten ist, wurde mittlerweile ziemlich abgeschlossen (CRONQUIST 1955, 1968, GRAU 1973). Auch

für A m e l l u s gilt ohne Zweifel, daß krautiger Wuchs und besonders Einjährigkeit höherentwickelte Merkmale sind. Das Dominieren der annuellen Sippen zeigt dann, wie weit die Entwicklung der Gattung als Ganzes schon fortgeschritten ist, verglichen mit den überwiegend ausdauernden Nachbargattungen wie F e l i c i a (GRAU 1973), A s t e r (LIPPERT 1973) oder C h r y s o c o m a.

Verzweigung

Der Habitus der einzelnen Sippen ist sehr unterschiedlich: schmale aufrechte Formen, kleine Halbkugeln, flach ausgebreitete, kaum verzweigte Gebilde oder voluminöse, reich verzweigte Polster lassen zunächst kaum einen gemeinsamen Bauplan erkennen.

Vor der Beurteilung der Verzweigungstypen soll auf die Entwicklung der Einzelpflanzen eingegangen werden. Bei den meisten Arten schließt der Hauptsproß einer Jungpflanze sein Längenwachstum mit einem Köpfchen ab. Währenddessen kommt es zu mehr oder weniger reicher Verzweigung aus den Blattachseln im unteren Abschnitt des Sprosses. Nur unter extremen Bedingungen kann die Verzweigung unterbleiben. Solche einköpfigen Kümmerexemplare wurden bei A. m i c r o g l o s s u s , A. e p a l e a c e u s und A. t r i - d a c t y l u s subsp. a r e n a r i u s beobachtet. Normalerweise werden aber Seitenzweige erster Ordnung ausgebildet, die ebenfalls ihr Längenwachstum mit der Ausbildung von Köpfchen einstellen. Unterhalb dieser Köpfchen können dann Seitenzweige zweiter und höherer Ordnung entstehen, die wieder in Köpfchen endigen und die vorhergehenden Seitenzweige überragen. Auf diese Weise kommt es zur Bildung von sympodialen Sproßketten, wie sie entsprechend auch von anderen Compositen belegt sind: z. B. C a r t h a m u s (HANELT 1963), S i e b e r a (KRUSE & MEUSEL 1972) und P i c r i s (LACK 1974).

Je nach Verzweigungswinkel, Länge der Hauptachse und Anzahl der Seitensprosse entstehen so verschiedene Wuchsformen, von denen einige schematisch dargestellt sind (Abb. 1 a-f; a = A. f l o s c u l o s u s , b = A. n a n u s , c = A. t r i d a c t y - l u s). Innerhalb der a s t e r o i d e s - Gruppe kommt es zu einer Abwandlung dieses Grundplans, indem sich die unteren Seitenzweige bei der Weiterentwicklung ± flach dem Boden anlegen und senkrecht dazu eine große Zahl von langen Seitenzweigen zweiter Ordnung angelegt wird (Abb. 1 d). Bei einigen Arten wird die Ausbildung des Endköpfchens, also des Köpfchens am Ende der Hauptachse, verzögert oder ganz unterdrückt. Bei A. r e d u c t u s (Abb. 1 e) läßt sich durch dieses offene Wachstum das Zustande-

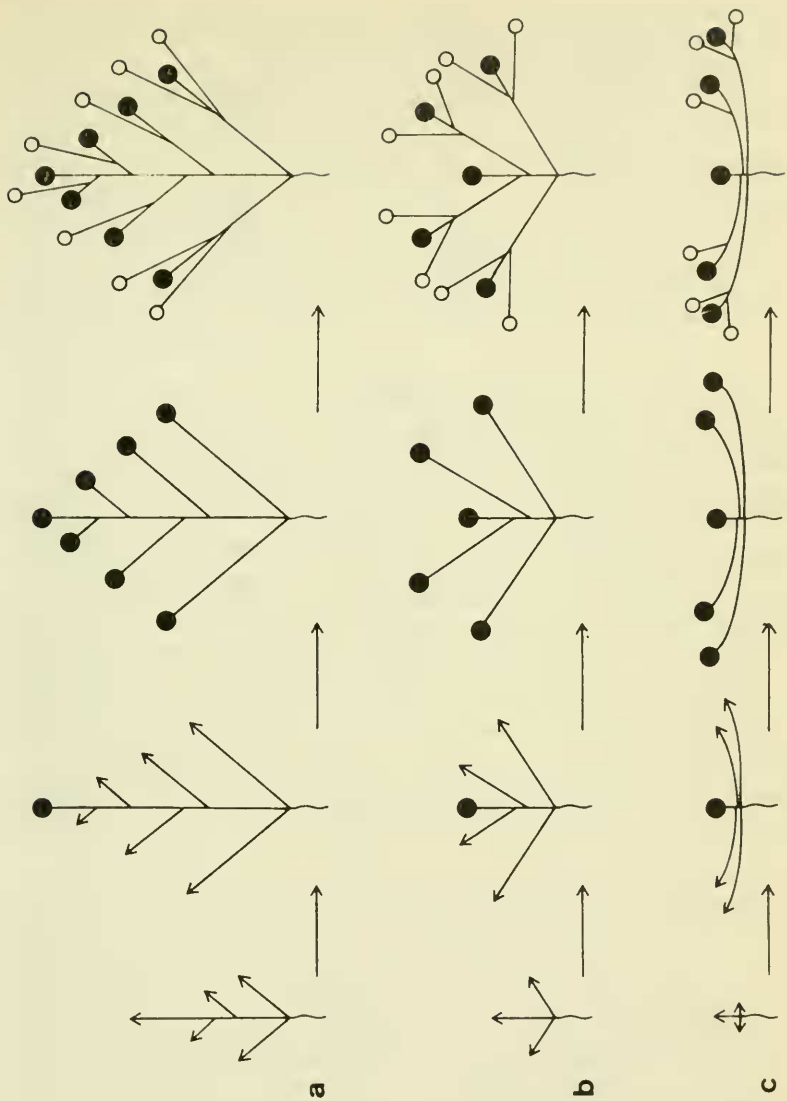


Abb. 1 a - c: Schematische Darstellung der Entwicklung von Einzelpflanzen bei Amellus. Erklärung im Text.

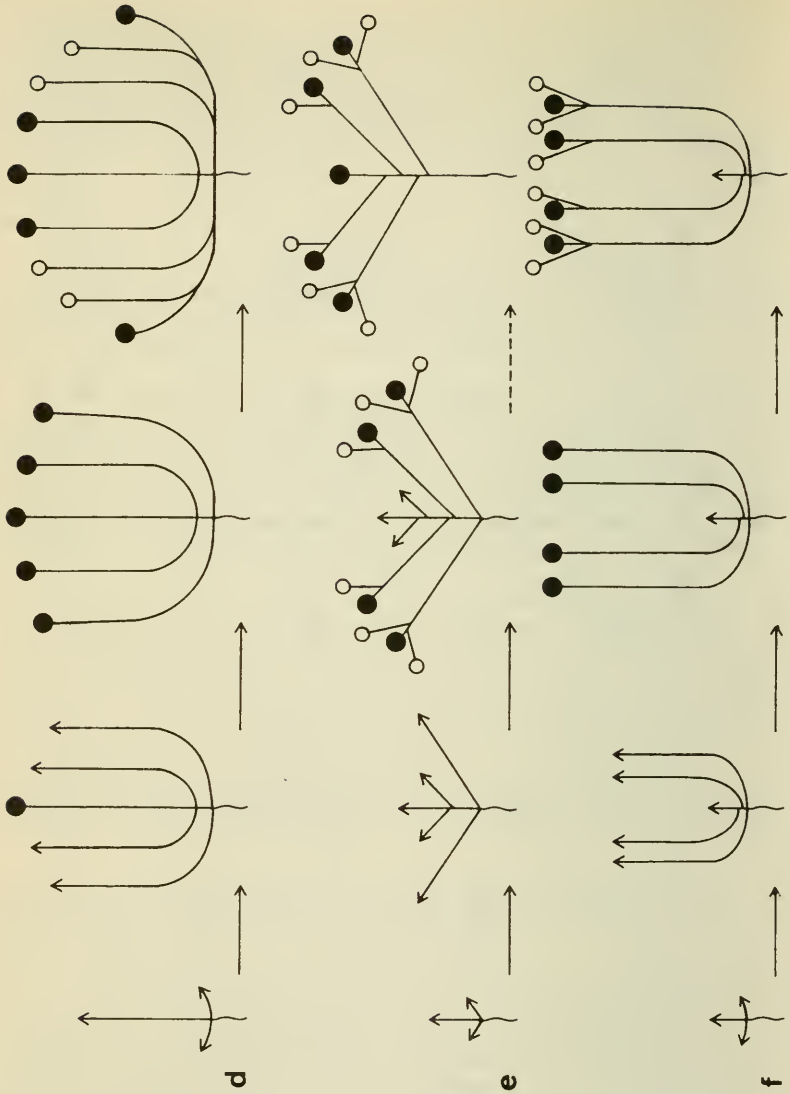


Abb. 1 d - f: Schematische Darstellung der Entwicklung von Einzelpflanzen bei Amellus. Erklärung im Text.

kommen von "bäumchenförmigen" Pflanzen mit angedeutetem Stämmchen erklären, bei denen die unteren Seitenzweige verloren gegangen sind bzw. gar nicht ausgebildet wurden. Vermutlich standortbedingt werden hier entweder gleich am Grund des Hauptsprosses Seitenzweige entwickelt, wobei die Ausbildung des Endköpfchens unterbleibt, oder aber die Pflanze wird hochwüchsig, bildet die Seitenzweige erst im oberen Abschnitt aus und beendet den Hauptsproß mit einem Köpfchen. In den Fällen in der a s t e r o i d e s - Gruppe, bei denen das Endköpfchen ganz ausfällt (z. B. A. a l t e r n i f o l i u s), bleibt der Hauptsproß in einer bestimmten Entwicklungsphase stecken: er streckt sich nicht, die Spitze bleibt von einer Vielzahl von Blättern umhüllt, die schließlich vertrocknen, während die Seitenzweige erster und höherer Ordnung längst Köpfchen ausgebildet haben (Abb. 1 f).

Danach lassen sich die verschiedenen Wuchsformen leicht in Beziehung zueinander setzen (Abb. 2). Als Ausgangsform muß der reich verzweigte Typ A mit der gestreckten Hauptachse angenommen werden, bei dem die Seitenzweige mit spitzem Winkel abgehen und über den ganzen Hauptsproß verteilt einen pyramidenförmigen Wuchs ergeben. Er tritt bei A. f l o s c u l o s u s auf, vor allem bei Pflanzen von schattigeren Standorten. Durch eine Verkürzung der Hauptachse kommt es zu Typ B, der ebenfalls bei Pflanzen von A. f l o s c u l o s u s beobachtet werden kann, und zwar bei Exemplaren von extrem trockenen, sonnigen Standorten. Eine weitere Hemmung der Hauptachse zugunsten der Seitensprosse und ein stumpferer Verzweigungswinkel führt zu Typ C, der bei der halbkugeligen Wuchsform von A. n a n u s verwirklicht ist. Durch ± rechtwinkliges Abspreizen der Seitenzweige (Typ D) entstehen die sparrig verzweigten Formen von A. m i c r o g l o s s u s . Eine extreme Stauchung der Hauptachse führt von Typ D zu Typ E, den niederliegenden, reich verzweigten Pflanzen von A. e p a - l e a c e u s mit nur kurz gestieltem Endköpfchen.

Eine prinzipiell gleich verlaufende Entwicklungslinie , die aber zu habituell etwas anderen Formen führt, ergibt sich ausgehend von Typ B bei bogig statt gerade abgehenden Seitenzweigen erster Ordnung (Typen F - H). Bei Typ F, verwirklicht vor allem bei A. c o i l o p o d i u s , auch in der s t r i g o s u s - Gruppe, ist die Hauptachse im oberen Bereich noch verzweigt und fast so lang wie die Seitenzweige erster Ordnung. Durch Verkürzung der Hauptachse und Förderung besonders der unteren Seitenzweige entsteht Typ G, der in der s t r i g o s u s - Gruppe vorherrscht. Durch weitere Stauchung der Hauptachse ergibt sich Typ H, der dem Typ E in der anderen Linie entspricht, nämlich ± flach dem Boden anliegende Pflanzen mit fast sitzendem Endköpfchen (A. t r i d a c t y l u s , besonders subsp. a r e n a r i u s).

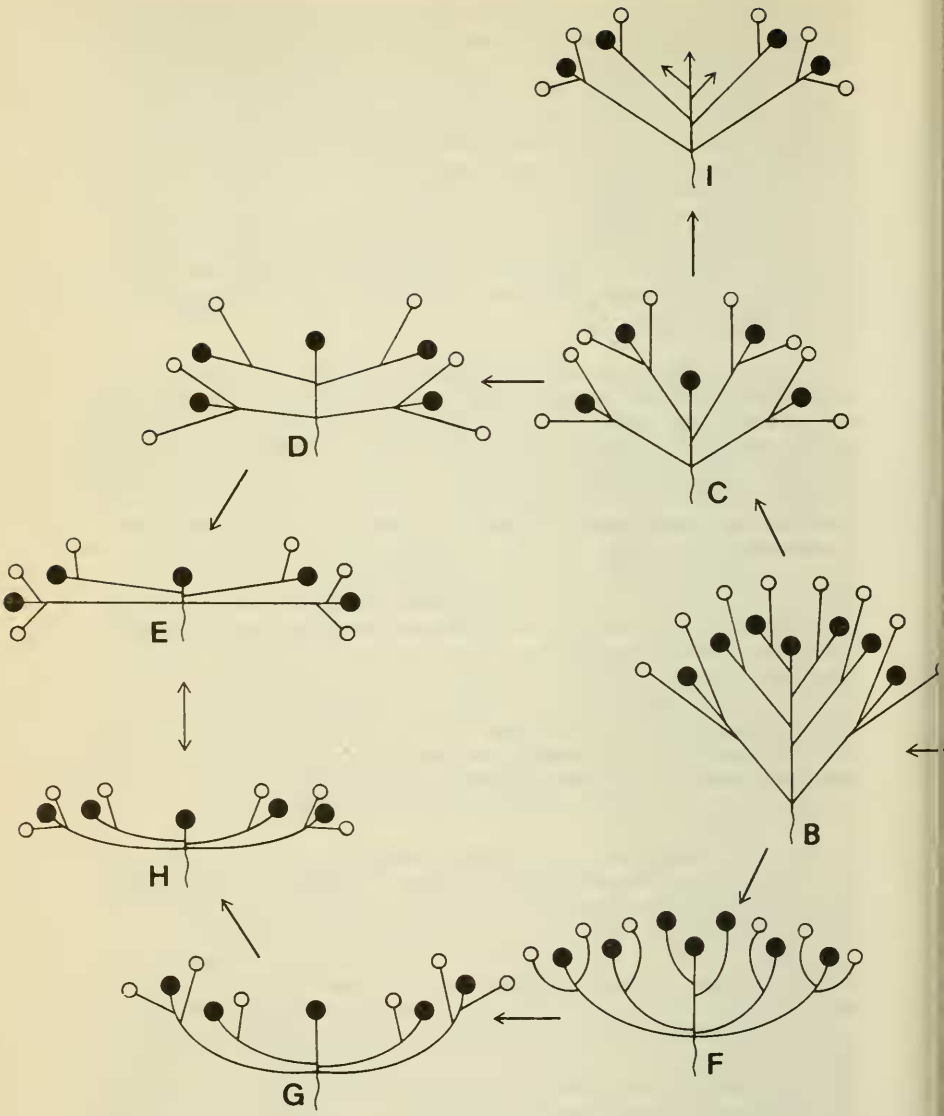
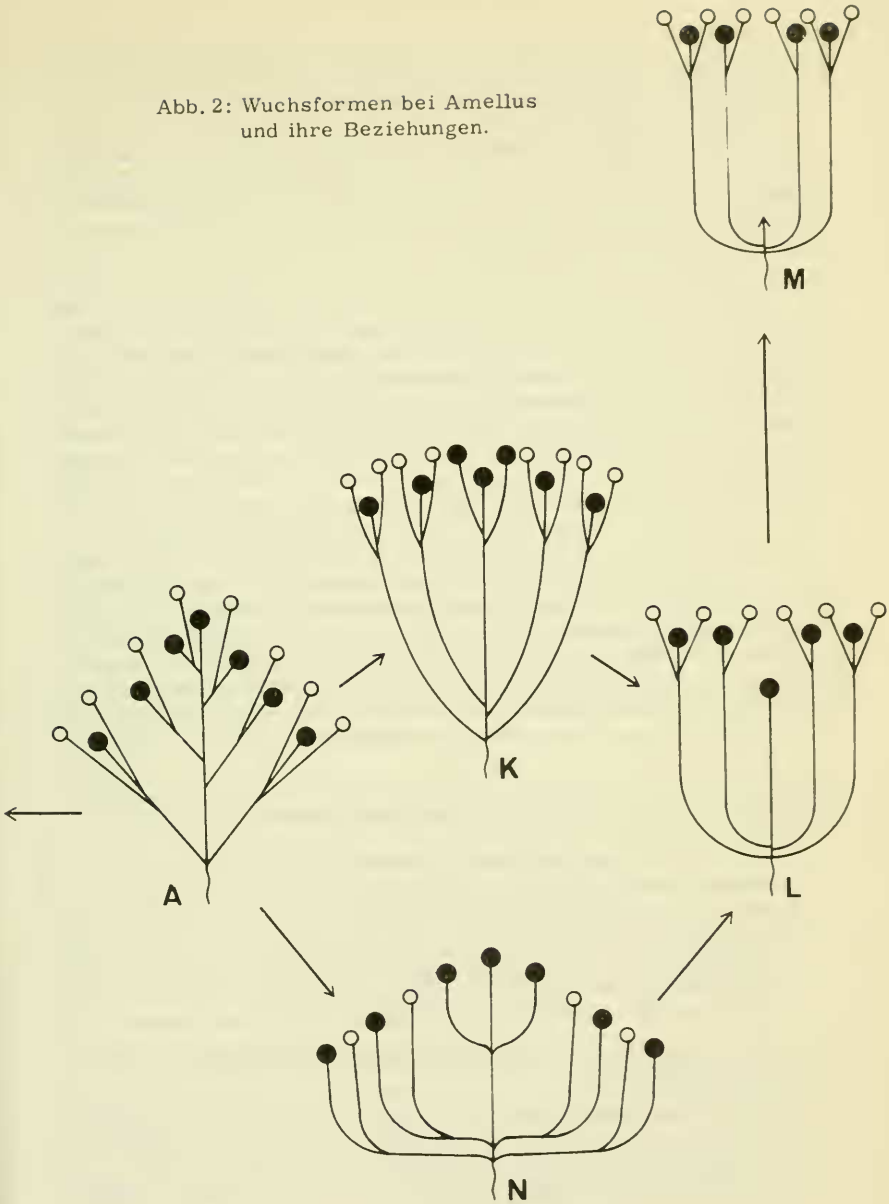

I
C
D
E
B
H
F
G

Abb. 2: Wuchsformen bei Amellus und ihre Beziehungen.



Ausfall bzw. Verzögerung der Bildung des Endköpfchens kennzeichnen Typ I (A. r e d u c t u s). Er stellt eine eigene Entwicklung dar, die sich an Typ C anschließen läßt.

Nicht in allen Fällen eindeutig zu beurteilen sind die Verhältnisse in der a s t e r o i d e s - Gruppe, vor allem deshalb, weil bei den großwüchsigen Arten eine viel geringere Zahl an ganzen Pflanzen im Herbarmaterial vorhanden ist und nicht von allen Sippen lebendes Material beschafft werden konnte.

Vom Grundtyp A leitet sich durch stärkeres Längenwachstum der unteren Seitenzweige erster Ordnung Typ K ab (z. B. A. t e n u i - f o l i u s), bei dem die Köpfchen schon ungefähr in einer Ebene angeordnet sind. Noch stärkere basitone Förderung der Seitenzweige und Verkürzung der basalen Internodien führt zu Typ L, wo die Seitenzweige erster Ordnung rechtwinklig abspreizen und bogig ansteigen. Unterdrückung des Hauptsprosses mit Verlust des Endköpfchens ergibt Typ M (z. B. A. a l t e r n i f o l i u s), der damit eine ähnliche Entwicklungsstufe darstellt wie Typ I bei den einjährigen Sippen.

Die Entwicklung von Typ A zu L und M ist auch über Typ N denkbar (A. a s t e r o i d e s , besonders subsp. m o l l i s). Bei Typ N treten wie bei Typ A noch Seitenzweige erster Ordnung im oberen Teil des Hauptsprosses auf, auch der pyramidenförmige Habitus ist noch vorhanden, aber das charakteristische Abspreizen der Seitenzweige erster Ordnung (erst im spitzen Winkel zur Hauptachse, dann horizontal spreizend und schließlich bogig ansteigend) leitet zu den rechtwinklig spreizenden Seitenzweigen bei Typ L und M über.

Abschließend lassen sich folgende Entwicklungstendenzen für die Verzweigung bei A m e l l u s zusammenfassen :

1. Hemmung des Hauptsprosses zugunsten der Seitensprosse
   a) durch Verkürzung der Hauptachse,
   b) durch Unterdrückung des Endköpfchens.
2. Basitone Förderung der Seitenzweige erster Ordnung, akrotone Förderung der Seitenzweige zweiter Ordnung.
3. Verkürzung der Internodien am Grund des Hauptsprosses.
4. Annäherung des Verzweigungswinkels der Seitenzweige erster Ordnung an 90°.
5. Reduktion der Anzahl der Seitenzweige und damit der Zahl der Köpfchen.

In den Schemazeichnungen wurden Blätter sowie Seitenzweige dritter und höherer Ordnung weggelassen.

Blattstellung

Schon bei der Betrachtung der schematischen Darstellungen zur Verzweigung (Abb. 1 und 2) fällt auf, daß bei allen Arten zumindest im untersten Sproßabschnitt jeweils zwei Seitenzweige gegenüberstehen und damit eine gegenständige Beblätterung zugrunde liegt. Meist beschränkt sich dies auf die ersten ein bis drei Blattpaare nach dem Kotyledonenpaar. Danach setzt eine allmähliche Verschiebung in der Blattstellung ein, wodurch eine zunehmend deutlich wechselständige Beblätterung erreicht wird. Nur bei wenigen Arten (A. microglossus sowie in der asteroides-Gruppe A. asteroides und A. capensis) setzt sich die dekussierte Beblätterung bis zum Infloreszenzbereich fort. Die Blätter an den Pedunkeln stehen bei allen Arten wechselständig. Bei A. capensis läßt sich besonders gut dieser Übergang vom dekussierten Laubblatt- zum wechselständigen Hochblattbereich verfolgen.

Einige Arten der asteroides-Gruppe nehmen in Bezug auf die Blattstellung eine gewisse Mittelstellung ein: bei A. flosculosus und A. tenuifolius, zwei Arten mit überwiegend wechselständiger Beblätterung, stehen die ersten Blattpaare von Seitensprossen nach Verzweigungen wieder gegenständig, worauf dann die allmähliche Verschiebung der Blätter neu einsetzt. Ganz ähnliche Verhältnisse herrschen bei einigen Arten von Felicia (GRAU 1973). Bei A. alternifolius konnte diese Beobachtung nicht gemacht werden, ebenfalls nicht bei den übrigen einjährigen Sippen außerhalb der asteroides-Gruppe.

Wie im vorigen Abschnitt dargelegt wurde, führt die Entwicklung bei Amellus zu einer Unterdrückung der Hauptachse zugunsten der Seitenachsen. Die Tendenz zur Bildung von klassischen einköpfigen Rosettenpflanzen fehlt also völlig. Das Zusammendrängen der unteren Blattpaare bzw. Blätter hat lediglich eine umso stärkere Betonung der seitlichen Verzweigungen zur Folge. Im Fall von A. epaleaceus findet sich sogar die Verlagerung einer "Rosetten"-Bildung auf die Seitenzweige, wo die Hauptmasse der Blätter unter den Köpfchen gedrängt erscheint.

Dieses letztere Merkmal ist wohl ohne Zweifel als abgeleitet zu werten. Schwieriger ist die Beurteilung von gegenständiger und wechselständiger Beblätterung. Für die Verteilung der Blattstellung innerhalb der Gattung - überwiegend wechselständig beblätterte Arten, wenige gegenständig beblätterte Arten in verschiedenen Bereichen der Gattung und einige Arten mit den oben erwähnten

Zwischenformen - gibt es auffallende Parallelen bei Relhania (BREMER 1976), wo gegenständig als primitiv bezeichnet wird. Bei Amellus scheint aber der gegenteilige Schluß richtig zu sein und gegenständige Beblätterung eine Höherentwicklung darzustellen. Gegenständigkeit wäre damit unabhängig an mehreren Stellen in der Gattung erreicht worden, und zwar bei Sippen, deren Stellung durch andere, eindeutig abgeleitete Merkmale charakterisiert ist. Für die asteroides - Gruppe wird diese Vorstellung außerdem dadurch unterstützt, daß die stufenweise Reduktion des Pappus der Entwicklung der Blattstellung parallel läuft: bis auf die ersten Blattpaare wechselständige Beblätterung bei A. alternifolius, Ansätze zu Gegenständigkeit bei A. flosculosus und A. tenuifolius, überwiegend gegenständige Beblätterung bei A. asteroides (besonders bei der subsp. asteroides ist der wechselständige Abschnitt unterhalb der Köpfchen oft noch sehr ausgedehnt und greift in den Laubblattbereich über), rein gegenständige Beblätterung dann bei A. capensis.

Bei den übrigen Sippen außerhalb der asteroides - Gruppe ist die Entwicklung zu Gegenständigkeit unterschiedlich weit fortgeschritten. Die Fixierung auf Blattpaare erfolgt zunehmend von unten nach oben und hat bei allen Arten die untersten Blätter erfaßt, bei A. microglossus auch schon den mittleren Sproßteil.

Blätter

Die Blätter bei Amellus sind relativ wenig verschieden. Es überwiegen ganzrandige Formen, nur gelegentlich treten wenige, zum Teil sehr lange Zähne auf. Für die strigosus - Gruppe wird die bedingte taxonomische Bedeutung dieses Merkmals im entsprechenden Abschnitt im systematischen Teil dargestellt. Bei A. coilopodius sind gezähnte Blätter zwar typisch, treten aber nicht bei jeder Pflanze auf. Bei der Typusunterart von A. alternifolius dagegen tragen die Blattzähne zur Charakterisierung der Sippe bei.

Ganz allgemein scheint die Blattzähnung wesentlich von äußeren Bedingungen abhängig zu sein. So trat in Kultur auch bei einigen Sippen, deren wild gesammelte Belege nur ganzrandige Blätter aufweisen, gelegentlich eine schwache Zähnung auf. Das war der Fall bei A. tenuifolius, A. flosculosus und A. asteroides subsp. asteroides, nicht dagegen bei A. asteroides subsp. mollis, A. epaleaceus, A. nanus und A. microglossus.

Bei allen Einzelpflanzen, die irgendeine Blattzähnung zeigen, tritt dieses Merkmal von unten nach oben immer weniger in Erscheinung, so daß spätestens im Hochblattbereich nur noch ganzrandige Blätter vorkommen.

Grundsätzlich muß man wohl zerteilte Blätter gegenüber ganzrandigen als stärker abgeleitet betrachten. Bei A m e l l u s fällt aber auf, daß die Möglichkeit, überhaupt zerteilte Blätter bzw. Blattzähne zu bilden, bei Sippen konzentriert ist, die in Bezug auf andere Merkmale höchstens mittelmäßig abgeleitet erscheinen. Vielleicht ging bei A m e l l u s mit der Höherentwicklung einzelner Sippen diese Fähigkeit verloren, so daß sekundär ganzrandige Blätter zustandekommen.

Die Blätter sind bei den meisten Sippen ± linealisch-oblanzeolat (siehe Abb. 9 - 11 im systematischen Teil). Schmallinealische Formen treten bei A. f l o s c u l o s u s, A. t e n u i f o l i u s und bei A. a l t e r n i f o l i u s subsp. a n g u s t i s s i m u s auf, breitere Blätter bei einigen abgeleiteten Sippen. In der a s t e r o - i d e s - Gruppe geht die Tendenz zur Bildung von spateligen Blättern mit gestutzter bis ausgerandeter Spitze und nur wenig, allmählich verschmälerter Basis (A. a s t e r o i d e s), bei den abgeleiteten unter den einjährigen Sippen dagegen zu oblanzeolat bis schmal obovat mit deutlicher stielartiger Verschmälerung am Grunde (A. e p a - l e a c e u s, A. m i c r o g l o s s u s). Bei gegenständiger Beblätterung sind die Blätter durch die halbstengelumfassende Basis fast scheidig verwachsen.

Die Blätter sind fast immer einnervig, nur bei sehr breitblättrigen Formen wie bei A. a s t e r o i d e s können zwei zusätzliche, undeutliche Längsnerven auftreten.

Es konnten bei allen Arten längliche, rötliche Ölstriemen in den Blättern nachgewiesen werden, die jedoch häufig durch die Behaarung verdeckt sind und sich dann nur im Querschnitt feststellen lassen. Sie sind unterschiedlich groß und treten nicht in allen Blättern auf, auch nicht unbedingt an jeder Einzelpflanze. Generell scheint die Tendenz zu bestehen, von einer gleichmäßigen Verteilung der Ölstriemen über die ganze Pflanze zu einer Konzentration von Ölgefäßen im Bereich der Köpfchen zu kommen.

Behaarung

Die Stengel, Blätter und Hüllschuppen sind bei allen Arten der Gattung in unterschiedlicher Weise behaart. Die Behaarungsdichte wechselt stark. Zerstreut behaart sind z. B. die Sippen der strigosus - Gruppe, sehr dicht behaart und damit von heller Gesamtfarbe sind einige Arten der asteroides - Gruppe wie A. tenuifolius, A. asteroides und A. capensis.

Es treten verschiedenartige, mehrzellige, unverzweigte Haare auf, die auch gemischt vorkommen können. Ein häufiger Typ sind lange, starre, kräftige, aus einer Zellreihe bestehende Borstenhaare, deren verdickte Basis kleinen mehrzelligen, weißen, blasigen Höckern aufsitzt. Sie stehen entweder steif ab oder sind nach vorn gekrümmt. Dieser Haartyp bestimmt den Habitus von A. epaleaceus, dessen dunkle Blätter durch die auffallenden weißen Haare auf den weißen Pusteln hell gepunktet sind. Auf den Blattrand beschränkt treten Haare dieses Typs fast überall auf außer bei den stärker abgeleiteten Sippen der asteroides - Gruppe (A. asteroides, A. capensis). Bei A. alternifolius sind sie auffallend groß und prägen so entscheidend das Bild der Art.

Einfachere, ebenfalls lange Borstenhaare, denen der pustelige Höcker am Grund fehlt, finden sich häufig am Stengel und auf der Blattfläche. Bei A. microglossus, A. reductus und A. alternifolius stehen sie rechtwinklig ab und sind ziemlich steif. Bei A. asteroides subsp. mollis stehen sie ebenfalls ab, sind jedoch viel dünner, daher weich und biegsam, und so zahlreich, daß sie die sippenspezifische Samtbehaarung ergeben. Bei A. capensis liegen sie streng nach vorn an, ebenso bei A. asteroides und A. tenuifolius, wo jedoch gelegentlich einzelne abstehende Haare auftreten, besonders an Ansatzstellen von Blättern.

Diese längeren Haare zeigen oft eine weiße Farbe, die entweder durch Lufteinlagerungen (z. B. A. epaleaceus) oder durch eine warzige Oberflächenstruktur (z. B. A. capensis) hervorgerufen wird. Häufig ist der unterste Abschnitt der Haare gelblich bis dunkelbraun gefärbt.

Kürzere abstehende Borsten treten bei einigen Sippen zusammen mit den längeren Borstenhaaren auf (z. B. A. alternifolius). Kurze nach vorn anliegende Borsten, also Striegelhaare, sind ebenfalls häufig, so besonders bei A. coilopodius und in der

s t r i g o s u s - Gruppe. Ein Sonderfall ist das Vorkommen von Borstenhaaren an den Kronzipfeln der Röhrenblüten und auf einzelnen Achänen von A. c a p e n s i s .

Obwohl die auftretenden Haartypen sich grundsätzlich nur wenig unterscheiden, kommt der Behaarung zur Trennung der Sippen doch einige Bedeutung zu. Vor allem der Abspreizungswinkel der einzelnen Haare ist in vielen Fällen charakteristisch.

Drüsige Behaarung existiert bei allen Arten, ist jedoch von untergeordneter Bedeutung. Auf den Blättern finden sich zwischen den vorherrschenden längeren Haaren nur vereinzelte kleine, mehrzellige, kurz gestielte kopfige Drüsenhaare, die gegen den Infloreszenzbereich etwas häufiger werden und vor allem auf den Hüll- und Spreuschuppen meist in großer Zahl auftreten. Der röhrige Teil der Zungenblüten und vor allem der untere Abschnitt der Röhrenblüten, besonders in Höhe der Ansatzstelle der Filamente, sind ebenfalls mit Drüsenhaaren besetzt. Bei manchen Sippen (z. B. A. c o i l o p o - d i u s) sind diese Drüsen an den Röhrenblüten auffallend groß und mit ihrer breiten, vielzelligen Basis annähernd kegelförmiger gestaltet. Sehr schmal, lang gestielt und mit deutlich vergrößertem öltragenden Kopfteil sind die Drüsenhaare dagegen bei A. r e d u c - t u s , wo sie den gesamten Infloreszenzbereich beherrschen.

Die Zwillingshaare der Achänen werden in einem eigenen Kapitel behandelt.

Bei der Behaarung irgendwelche Entwicklungsrichtungen festzustellen, ist fast unmöglich. Jedoch scheint mir eine Fixierung des Abspreizungswinkels - also konsequent anliegende oder steif abstehende Behaarung - gegenüber variablen Zwischenformen (z. B. A. f l o s c u l o s u s) höherentwickelt zu sein. Ebenso ist wohl eine gleichmäßige Behaarung mit weitgehender Festlegung auf einen Haartyp abgeleitet. Beides würde z. B. für A. c a p e n s i s zutreffen. Die kräftigen Borstenhaare mit den vielzelligen blasigen Höckern am Grunde gehören möglicherweise zur Grundausstattung der Gattung und sind dann bei den einzelnen Arten unterschiedlich stark zurückgebildet worden bzw. ganz verloren gegangen. Bei den Drüsenhaaren stellt der Typ von A. r e d u c t u s sicher eine Sonderentwicklung dar.

Pedunkeln

Die Köpfchenstiele sind bei A m e l l u s meist nur undeutlich vom übrigen Sproß abgesetzt. Sie sind meist mit Hochblättern besetzt, die von unten nach oben allmählich kleiner werden, und gehen oben meist in einen kurzen blattlosen Abschnitt über. Junge Köpfchen sind immer ungestielt; erst während des Aufblühens setzt Streckungswachstum des obersten Pedunkelteils ein.

In Bezug auf die Länge lassen sich zwei gegenläufige Entwicklungstendenzen feststellen. In der a s t e r o i d e s - Gruppe kommt es von A. f l o s c u l o s u s bis zu A. c a p e n s i s zu einer zunehmenden Verlängerung der Köpfchenstiele. Bei den einjährigen Sippen dagegen werden die Pedunkeln - gekoppelt mit einer Neigung zur Bildung von sekundären Hochblatthüllen - immer stärker verkürzt. Der Ausgangstyp für die Gattung dürfte irgendwo dazwischen liegen.

Eine Sonderbildung stellt die auffallende keulige Verdickung der hohlen Pedunkeln dar, die bei A. c o i l o p o d i u s wesentlich die Art charakterisiert. Ähnliche Verhältnisse herrschen auch bei A. a l t e r n i f o l i u s subsp. a l t e r n i f o l i u s , wo diese Verdickung aber im Vergleich zu den breiten Köpfchen nicht so sehr ins Auge fällt. Siehe hierzu auch Abb. 3.

Herablaufende Ölstriemen an den Pedunkeln wie an den übrigen Stengelteilen sind häufig. Besonders bei A. c o i l o p o d i u s , A. n a n u s und A. e p a l e a c e u s fallen sie als dunkle Streifen auf.

Sekundäre Hochblatthülle

Bei einigen Sippen lassen sich Ansätze zur Bildung einer zusätzlichen Hochblatthülle erkennen. Ganz allgemein sind junge Köpfchen zunächst von einer Hochblatthülle umgeben, die sich aber meist während Blüte und Reife durch Streckung der Pedunkeln auflöst. In der a s t e r o i d e s - Gruppe bleiben oft einige sehr kleine Hochblätter den Köpfchen genähert (A. a s t e r o i d e s , A. t e n u i f o l i u s), die in Blattform und Krümmung ganz den Hüllschuppen entsprechen, sich aber von diesen durch die Stellung und die behaarte Innen- bzw. Oberseite eindeutig unterscheiden.

Ein ähnliches Heranrücken kleiner, hüllschuppenartiger Hochblätter an die Köpfchen deutet sich bei manchen der einjährigen Sippen an. Diese Entwicklung findet ihren Abschluß z. B. bei A.

m i c r o g l o s s u s , wo die äußerste "Hüllschuppen"-Reihe aus sicher sekundär dem Hochblattbereich entstammenden Blättchen besteht, wie ihre behaarte Innenseite beweist. Bemerkenswert ist hier die zunehmende Fixierung auf die Fünfzahl.

Parallel dazu läßt sich verfolgen, wie immer stärker auch größere Blätter in den Köpfchenbereich einbezogen werden. Bei A. n a n u s sind es nur einzelne Blätter, die die Köpfchen überragen, bei A. r e d u c t u s und A. m i c r o g l o s s u s tritt allmählich eine leichte Häufung von Blättern unterhalb der Köpfchen auf, und bei A. e p a l e a c e u s schließlich findet sich die Hauptmasse aller Blätter rosettig unter den Köpfchen gedrängt.

Die komplexe Hochblatthülle von A. e p a l e a c e u s ist in der Gattung deutlich am stärksten abgeleitet. Sie ist das Produkt einer mehrfachen Wiederholung der Konzentration von Blättern um die Köpfchen. Die äußerste "Hüllschuppen"-Reihe ist auch hier wie bei A. m i c r o g l o s s u s wohl sekundär hinzugekommen, wie die kurzen laubblattartigen Spitzen erkennen lassen. Nach außen anschließend folgen mehrere Reihen von Blättern, die zunehmend deutlichen laubblattartigen Charakter tragen. Ihr unterer Teil liegt dem Köpfchen fest an und ist wie die Hüllschuppen breit häutig berandet, ihr oberer Teil ist zurückgebogen und wie die Laubblätter gestaltet. Diese Blätter werden nach außen von normalen Laubblättern abgelöst.

Von A. m i c r o g l o s s u s über A. r e d u c t u s zu A. e p a l e a c e u s läßt sich eine weitere Entwicklungslinie verfolgen: die Konzentration von Ölstriemen in den Blättern des oberen Sproßabschnittes - auch bei anderen Sippen zu beobachten - wird unterstrichen durch eine zunehmende Konzentration der Ölstriemen an der Blattspitze. Diese Tendenz zeigt sich bei A. e p a l e a c e u s auch in der Abfolge der einzelnen Hüllorgane um die Köpfchen.

Involucrum

Die Gestalt der Hülle ist ein wichtiges Merkmal zur Sippentrennung. Der Durchmesser ist abhängig von der Anzahl der Blüten sowie der Zahl und Größe der Spreuschuppen im Köpfchen. Die Extreme umfassen daher bei A m e l l u s die beträchtliche Spanne von 4 mm (A. n a n u s) bis 23 mm (A. c a p e n s i s) bei gepreßtem Material. Die Form der Hülle reifer Köpfchen ist gekoppelt mit dem unterschiedlichen Ausbreitungsverhalten der einzelnen Arten. Dieser komplexe Vorgang, bei dem Größe und unterschiedliche Verdickung der reifen Achänen, Anzahl, Länge

und Funktionsfähigkeit der Achänenhaare sowie Größe und Struktur von Hüll- und Spreuschuppen zusammenspielen, wird getrennt besprochen. Die verschiedenen Formen - von schmal glockig bis breit halbrund oder krugförmig - sind in Abb. 3 dargestellt.

Die Hülle besteht aus 2 bis 7 Reihen dachig angeordneter Hüllschuppen, die in der äußersten Reihe am kürzesten, in der innersten am längsten sind und von außen nach innen allmähliche Übergänge in Form und Ausbildung zeigen. Im Normalfall überlappen sich die Ränder der Hüllschuppen und ergeben so eine fest geschlossene Hülle. Ein Sonderfall ist A. microglossus, bei dem die Hüllschuppen sehr schmal sind und sich kaum berühren. Eine gewisse Schutzfunktion wird hier im Knospenstadium durch genäherte Laubblätter wahrgenommen, bei den reifen, hier stark spreizenden Köpfchen liegen die Achänen dagegen völlig frei.

Die von vielen Compositen bekannte Tendenz zur Fixierung der Hülle auf zwei Reihen gleichlanger Schuppen (z.B. Felicia, GRAU 1973) läßt sich bei Amellus nur andeutungsweise feststellen. Bei A. nanus ist zwar die Hülle vieler Pflanzen zweireihig, aber es treten zahlreiche Exemplare mit einer zusätzlichen äußeren Reihe kürzerer Hüllschuppen auf. Das eigentliche Involucrum von A. microglossus und bedingt auch von A. epaleaceus besteht auch aus etwa zwei Reihen von Schuppen. In die Gesamthülle sind jedoch zusätzlich Hoch- und Laubblätter so stark mit einbezogen, daß hier die Reduktion auf Zweireihigkeit nur im Zusammenhang mit dieser komplexen Hüllstruktur zu sehen ist und weniger als eigenständige Tendenz.

Hüllschuppen

In den meisten Fällen sind die Hüllschuppen bei Amellus linealisch-lanzettlich, seltener treten nur lanzettliche (A. nanus, A. strigosus subsp. scabridus und pseudoscabridus, A. reductus) oder nur linealische Formen (A. microglossus) auf. Der obere Teil der Hüllschuppen ist spitz bis zugespitzt (besonders auffällig bei A. capensis) und häufig etwas gefranst. Von außen nach innen nehmen die Hüllschuppen in aufeinanderfolgenden Reihen an Länge und Breite zu. Die Behaarung wird in gleicher Richtung zarter, d.h. die kräftigen Borstenhaare, die bei vielen Sippen (z.B. A. alternifolius, A. nanus) für die äußeren Hüllschuppen charakteristisch sind, werden nach innen zunehmend von kurzen Borsten und zahlreichen Drüsenhaaren abgelöst. Bemerkenswert sind jedoch die auffallend gleichmäßig behaarten Hüllschuppen von A. capensis und auch

A. strigosus subsp. pseudoscabridus.

Die kräftig grünen bis blaß gelbgrünen Hüllschuppen sind oft an der Spitze violett überlaufen. Ein gelblicher, pergamentartiger, gezähnt-gefranster Hautrand tritt bei den meisten Arten an den mittleren und inneren Schuppen mit zunehmender Breite auf. Nur bei A. epaleaceus besitzen die Hüllschuppen aller Reihen einen sehr breiten, derben, weißen Hautrand, der mit dem dunkelgrünen Mittelteil auffallend kontrastiert. Bei den schmalen Hüllschuppen von A. microglossus fehlt der Hautrand dagegen völlig.

Entlang des Mittelnervs läuft fast immer ein Ölgang, der bei den äußeren Hüllschuppen kaum auffällt, bei den inneren dagegen als prall gefüllte, erhabene Längsleiste von gelblicher bis rotbrauner, selten nach dunkelgrün umgeschlagener Farbe ausgebildet ist. Bei den beiden östlichsten Sippen der strigosus-Gruppe (A. tridactylus subsp. tridactylus und A. strigosus subsp. pseudoscabridus) tritt bei den innersten Hüllschuppen nur ein kleiner, ovaler, meist dunkelroter Ölbehälter etwa an der breitesten Stelle der Hüllschuppe auf, bei A. strigosus subsp. scabridus ist der Ölgang dagegen überhaupt nicht sichtbar. Auf den Hüllschuppen von A. epaleaceus wird der Ölgang in den oberen Teil verschoben, so daß bei den innersten Schuppen ein bis zwei große, prall gefüllte, dunkelbraune Ölbehälter an der Spitze stehen.

Insgesamt sind also Form und Ausbildung der Hüllschuppen bei den einzelnen Sippen recht unterschiedlich und bieten wichtige Charakteristika. Entwicklungstendenzen lassen sich jedoch nur im Zusammenhang mit anderen Merkmalen (sekundäre Hochblatthülle, Zahl der Reihen pro Hülle, Ausbreitungsmodus) aufzeigen. Es kann höchstens angenommen werden, daß mit der Höherentwicklung eine Reduktion bzw. ein Verlust der Ölgänge eingetreten ist. Dies würde sich mit der Feststellung von GRAU (1973) über das Vorhandensein oder Fehlen von Ölbehältern in den Blättern von Felicia decken.

Von allen Arten werden die Hüllschuppen im systematischen Teil auf Abb. 12 - 16 dargestellt.

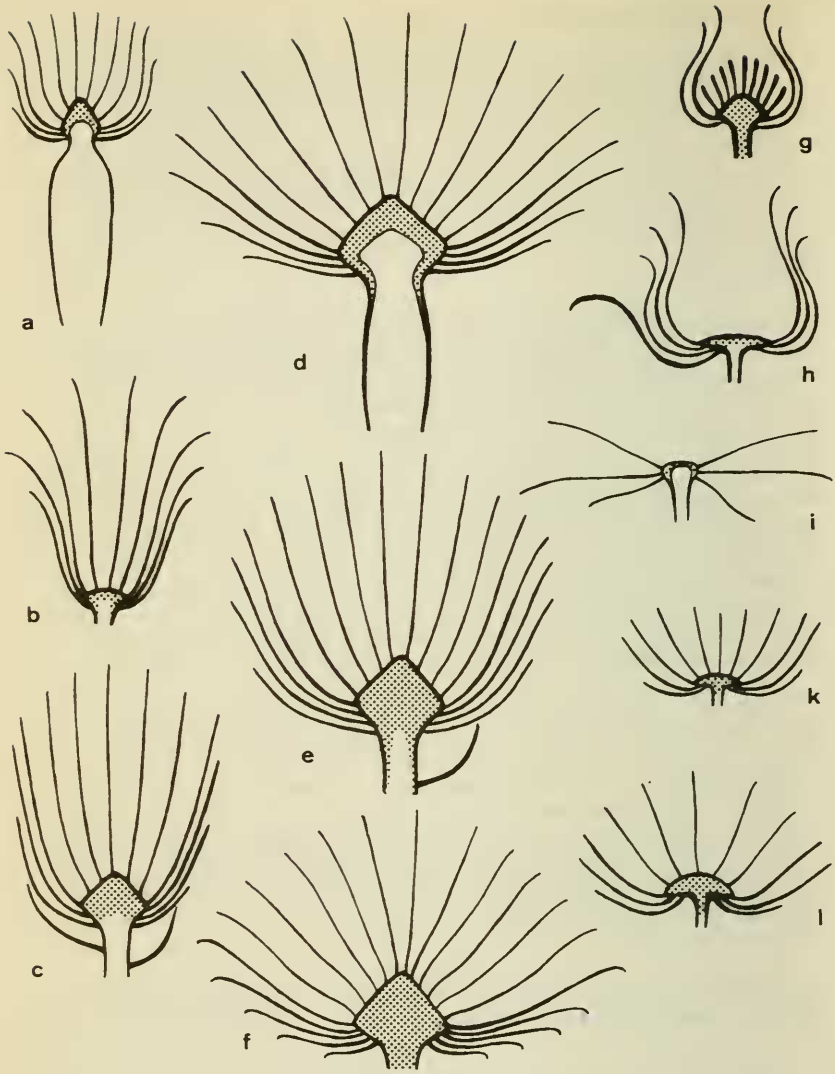


Abb. 3: Halbschematischer Längsschnitt durch reife Köpfchen von a) A. coilopodius - b) A. flosculosus - c) A. tenuifolius - d) A. alternifolius subsp. alternifolius - e) A. asteroides subsp. asteroides - f) A. capensis - g) A. nanus - h) A. epaleaceus - i) A. microglossus - k) A. strigosus subsp. scabridus - l) A. strigosus subsp. strigosus.

Köpfchenboden

Abb. 3 zeigt die in der Gattung vorkommenden Formen von reifen Köpfchen. Der Köpfchenboden ist entweder kegelig, stark bis schwach gewölbt oder flach. In vielen Fällen verdicken sich bei der Reife die Achänen, wodurch vor allem vielblütige Köpfchen spreizen, die Ränder des Köpfchenbodens etwas nach unten gebogen werden und so wieder eine schwache Wölbung des vorher flachen Receptaculums eintritt. Man sollte bei A m e l l u s daher nur zwischen stark gewölbtem bis kegeligem Köpfchenboden einerseits und flachem bis schwach gewölbtem Köpfchenboden andererseits unterscheiden.

Es zeigt sich dann, daß sich vor allem die vielblütigen Sippen der a s t e r o i d e s - Gruppe das sicherlich ursprüngliche Merkmal des kegeligen Köpfchenbodens bewahrt haben. Die Größe des Köpfchens bzw. die Zahl der enthaltenen Blüten ist aber sicher nicht der ausschlaggebende Faktor für die Form des Köpfchenbodens, wie das flache Receptaculum beim vielblütigen A. e p a l e a c e u s und das schmalkegelige beim wenigerblütigen A. c o i l o p o d i u s zeigen.

Ein flacherer Köpfchenboden hat sich zunehmend bei den einjährigen Sippen durchgesetzt. Überraschenderweise findet sich bei A. n a n u s , einer sonst recht abgeleiteten Sippe, noch ein deutlich gewölbter Köpfchenboden, während A. f l o s c u l o s u s , der in vielen Merkmalen einen ursprünglichen Typ verkörpert, schon einen flachen Köpfchenboden besitzt.

Bei den meisten Sippen ist der Köpfchenboden markig gefüllt. In manchen Fällen setzt sich jedoch ein deutlicher Hohlraum vom Köpfchenstiel her in den Köpfchenboden hinein fort - besonders auffällig bei A. c o i l o p o d i u s und A. a l t e r n i f o l i u s subsp. a l t e r n i f o l i u s , aber auch bei A. f l o s c u l o s u s , A. m i c r o g l o s s u s und bedingt bei A. e p a l e a c e u s . Auch dies kann als Höherentwicklung gewertet werden, da es eine gewisse Spezialisierung darstellt.

Spreuschuppen

Das Auftreten von Spreuschuppen bei A m e l l u s wurde bisher meist als eines der wesentlichsten Charakteristika zur Umschreibung der Gattung genannt. Bei einigen Arten sind diese Schuppen aber reduziert oder fehlen ganz, so daß sich das Merkmal Spreuschuppen lediglich als äußerst wertvoll zur Sippentrennung innerhalb der Gattung erweist. Abbildungen siehe im systematischen Teil (Abb. 12-16).

Bei den meisten Arten sind die Spreuschuppen ziemlich einheitlich gestaltet, so bei allen Arten der a s t e r o i d e s - Gruppe und bei sehr vielen der Einjährigen. In Form, Größe und Ausbildung schließen sie sehr eng an die innersten Hüllschuppen an. Sie sind etwas zarter als diese, weniger borstig dafür mehr drüsig behaart und bestehen aus einem breiten Hautrand und einem schmalen Mittelteil, der im Bereich der Mittelrippe normalerweise einen dicken Ölgang trägt. Die Spitze der gelblichen Schuppen ist häufig violett, seltener dunkelgrün überlaufen, das Öl ist bei frischen Pflanzen grünlichgelb, bei Herbarexemplaren orangerot gefärbt.

Vor allem in der a s t e r o i d e s - Gruppe ist die Ähnlichkeit der Spreuschuppen mit den innersten Hüllschuppen noch sehr groß - sicherlich ein ursprüngliches Merkmal - was hier auch in der relativ dichten Behaarung des obersten Teils der Schuppen zum Ausdruck kommt. In der s t r i g o s u s - Gruppe verschiebt sich das Verhältnis Größe Hüllschuppen zu Größe Spreuschuppen immer deutlicher. Die Spreuschuppen sind hier oft weniger als halb so breit wie die innersten Hüllschuppen und manchmal deutlich kürzer als diese.

Bei A. s t r i g o s u s subsp. s c a b r i d u s besitzen wie die Hüllschuppen auch die Spreuschuppen kaum mehr einen Ölgang. Sie können hier im mittleren Teil des Köpfchens auf sehr schmale, borstenartige Gebilde reduziert sein.

Eine ähnliche Entwicklung hat bei A. m i c r o g l o s s u s zum völligen Verlust der Spreuschuppen zumindest in der Köpfchenmitte geführt, was hier möglicherweise mit der reduzierten Funktionsfähigkeit der zentralen Röhrenblüten gekoppelt ist. Im peripheren Bereich der Köpfchen treten jedoch Schuppen als Tragblätter der voll fertilen Röhrenblüten auf, die wohl doch als Spreuschuppen angesehen werden müssen (siehe hierzu auch Artbeschreibung im systematischen Teil).

Im Gegensatz zur vorstehend geschilderten Tendenz zur korrelierten Reduktion der Spreuschuppen und Ölgänge läßt sich eine andere Entwicklungsrichtung bei A. reductus und A. nanus aufzeigen, wo eine Reduktion des oberen, häutigen Teils mit einer Förderung des unteren, ölführenden Teils der Schuppen verbunden ist. Die Spreuschuppen von A. reductus fallen durch einen sehr dicken, prall gefüllten Ölgang auf, entsprechen aber in Form und Ausbildung des Hautrandes durchaus noch dem Normaltyp. Bei A. nanus dagegen ist der Hautrand und der apikale, nicht ölführende Teil meist völlig reduziert, wodurch die charakteristisch keulige Form der Spreuschuppen dieser Sippe zustande kommt. Der Spitze der prall gefüllten, hier bei Herbarmaterial dunkelbraun verfärbten Schuppen sitzen als Reste des oberen Teils normalerweise nur einige Borstenhaare auf. Im peripheren Bereich der Köpfchen finden sich statt dessen aber manchmal noch kurze häutige Anhängsel auf den Schuppen, die zu normalen Spreuschuppen überleiten.

Bei einer Art, A. epaleaceus , sind die Spreuschuppen schon völlig verloren gegangen. Es konnten keine Rudimente mehr beobachtet werden.

Wenn Spreuschuppen auftreten, bleiben sie auch im reifen Köpfchen erstaunlich fest mit dem Köpfchenboden verbunden. Auf die Rolle, die sie möglicherweise beim Ausstreuen der Achänen spielen, wird im Abschnitt "Ausbreitung" eingegangen.

Anordnung und Art der Einzelblüten im Köpfchen

Am weitesten verbreitet sind in der Gattung Köpfchen mit einer äußeren Reihe weiblicher, fertiler Zungenblüten, die zahlreiche zwittrige, fertile Röhrenblüten im Zentrum des Köpfchens umgeben. Die Zahl der Zungenblüten wird primär durch den Umfang der Köpfchen bestimmt; ein Sonderfall ist A. capensis mit großen Köpfchen und nur einer geringen Zahl von reduzierten weiblichen Randblüten, die hier aber möglicherweise nicht Zungen- sondern Röhrenblüten darstellen (siehe hierzu Abschnitt "Zungenblüten").

Nur lose gekoppelt mit der Köpfchengröße ist die Reduktion der Länge der Ligulae. Bei A. tenuifolius und A. asteroides z.B. weisen nur einzelne Populationen reduzierte Zungenblüten mit unterschiedlich langen Ligulae auf, während für A. microglossus und A. reductus winzige Ligulae artspezifisch sind. Der völlige Verlust der Zungenblüten charakterisiert A. flosculosus , der sich in diesem Merkmal als extrem abgeleitet darstellt, während er zahlreiche andere Merkmale in der Ausgangsform bewahrt hat (Heterobathmie).

Bei A. capensis treten sowohl Köpfchen nur mit zwittrigen Röhrenblüten wie auch Köpfchen mit wenigen reduzierten weiblichen Randblüten auf.

Gelegentlich bilden einzelne Röhrenblüten vor allem in der Mitte der Köpfchen keine reifen Achänen aus. Im Normalfall scheint hier aber keine funktionelle Verschiedenheit oder ein Ordnungsprinzip zugrunde zu liegen, sondern es sind diese Blüten wohl potentiell voll fertil.

Anders verhält es sich dagegen bei A. microglossus. Hier ist in jeder Beziehung eine deutliche Unterordnung unter die Einheit "Köpfchen" festzustellen, denn hier treten im Zentrum des Köpfchens regelmäßig mehrere männliche Blüten auf. Diese Blüten sind kleiner als die übrigen Röhrenblüten und besitzen Griffel mit dichten Fegehaaren aber völlig fehlenden oder zumindest reduzierten Narbenpapillen. Eine Reduktion der Blütenzahl pro Köpfchen führt bei A. microglossus zu einer weitgehend fixierten Anordnung: eine Reihe weiblicher Zungenblüten, alternierend dazu eine Reihe zwittriger Röhrenblüten, im Zentrum männliche Röhrenblüten. Dies wird besonders an den reifen, radförmig ausgebreiteten Köpfchen deutlich, wo die wenig behaarten Achänen der Röhrenblüten etwas versetzt zwischen den dicht behaarten, waagrecht spreizenden Achänen der Zungenblüten stehen, während im Zentrum des Köpfchens nur noch die Ansatzstellen der männlichen Blüten auf dem kahlen Köpfchenboden sichtbar sind.

Die Ausbildung des Pappus bei A. microglossus unterstreicht diese Unterordnung unter die Einheit "Köpfchen". Die Blüten im Zentrum weisen einen radiärsymmetrischen Pappus auf, zur Peripherie hin wird der Pappus zunehmend zygomorph.

Eine gewisse Abhängigkeit von der Stellung der Blüten im Köpfchen zeigt sich bei den meisten Arten in der Ausbildung der charakteristischen Ölstriemen an der Kronröhre der Röhrenblüten. Diese Ölbehälter sind normalerweise unterhalb aller fünf Einschnitte zwischen den Kronzipfeln vorhanden. Bei peripheren Röhrenblüten sind jedoch häufig nur die zur Innenseite des Köpfchens gewandten Ölstriemen voll ausgebildet, die zur Außenseite weisenden sind kleiner oder fehlen ganz.

Auch die Behaarungsdichte der Achänen ist oft nicht bei allen Blüten gleich. Im Regelfall sind bei Amellus die Achänen der Zungenblüten sehr dicht, die Achänen der Röhrenblüten nur randlich behaart. Manchmal finden sich auch gewisse Unterschiede innerhalb der Röhrenblüten; es weisen dann die Röhrenblüten der

äußersten Reihe eine etwas dichtere Achänenbehaarung auf als die Blüten im Zentrum des Köpfchens. Es scheint jedoch, daß dies Anklänge an einen ursprünglicheren Zustand sind und hier die Differenzierung in zwei Achänentypen nur unvollständig erfolgt ist.

Zungenblüten

Mit wenigen Ausnahmen besitzen alle Arten der Gattung weibliche, fertile Zungenblüten, deren Anzahl zwischen 5 und 35 pro Köpfchen schwankt. Die Länge der Ligulae ist sehr unterschiedlich: von maximal 20 mm bei A. alternifolius läßt sich eine stufenweise Reduktion bis auf minimal 1 mm bei A. reductus verfolgen, während A. flosculosus und viele Köpfchen von A. capensis überhaupt keine Zungenblüten mehr besitzen. Abb. 4 gibt einen Überblick über die beobachteten Längen der Ligulae der einzelnen Sippen.

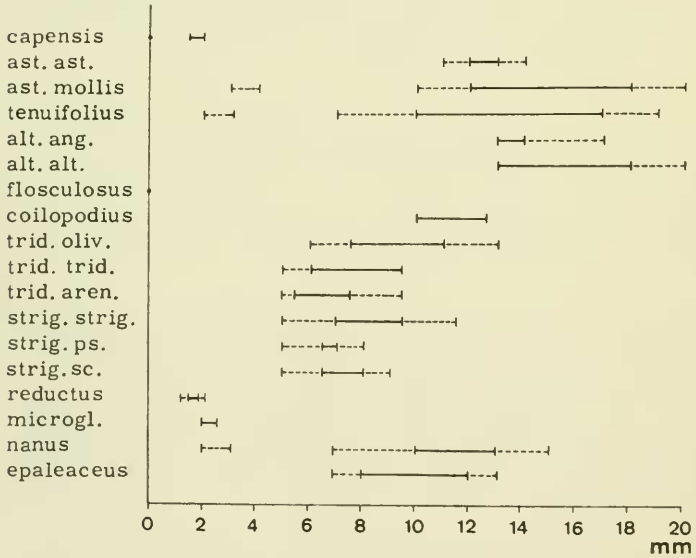


Abb. 4: Länge der Ligula der Zungenblüten. Durchgezogene Linien umfassen mindestens 75% der Pflanzen, gestrichelte Linien erfassen die Extreme. Abkürzungen siehe Tabelle 5.

Die Ligulae sind trotz ihrer unterschiedlichen Größe und Form (Abb. 17 im systematischenTeil) auffallend einheitlich gebaut. An der Spitze finden sich regelmäßig drei winzige Zähnchen, auf der Fläche verlaufen vier deutliche Längsnerven, die am oberen Ende zu drei Spitzbogen verschmelzen. Abweichungen sind sehr selten. Die winzigen Ligulae von A. reductus z. B. sind manchmal mit zwei Zipfeln und drei oder fünf Längsnerven ausgestattet; hier scheint die Entwicklung noch nicht abgeschlossen zu sein. Die mögliche Bastardnatur des Belegs AXELSON 74 (A. asteroides subsp. mollis x A. tenuifolius ?) ist vielleicht für manchmal vierzipflige Ligulae mit fünf oder sechs Längsnerven bei dieser Pflanze verantwortlich. Ein Sonderfall sind auch, wie mehrmals erwähnt, die reduzierten weiblichen Randblüten bei A. capensis. Sie weisen eine unregelmäßige Krone mit drei oder vier Zipfeln auf und besitzen ein bis vier Staminodien - für Zungenblüten bei Amellus äußerst ungewöhnlich. Es handelt sich daher möglicherweise nicht um eine Reduktion von Zungenblüten sondern um eine Weiterentwicklung, die zur Reduktion der randständigen Röhrenblüten geführt hat. Diese Blüten werden daher nur mit Vorbehalt in der Tabelle der Ligula-Längen (Abb. 4) aufgeführt. Eine weitere Ausnahme ist das Auftreten von Ölstriemen entlang der Längsnerven der Ligula, das bei einer Pflanze von A. tenuifolius beobachtet werden konnte.

Die gelegentliche Reduktion der Ligulae bei Arten mit normalerweise voll ausgebildeten Zungenblüten konnte charakteristischerweise meist bei Pflanzen beobachtet werden, die vom Rand des Areals stammten (A. tenuifolius, A. asteroides, A. nanus), ein Ausdruck für die Plastizität der Sippen. Sonderbildungen bei Kulturmaterial werden im Abschnitt "Cytologie" beschrieben.

Die Farbe der Ligulae ist blau bis violett oder weiß; gelbe Zungenblüten fehlen in der Gattung völlig. Die Abstufung der Blautöne ist ohne lebendes Material von allen Sippen oft nicht eindeutig feststellbar, da beim Trocknen der Pflanzen häufig ein Umschlagen der Farbe nach dunkelblau oder weiß erfolgt. Sammlerangaben zu den Blütenfarben liegen zwar in größerem Umfang vor, jedoch scheint das individuelle Farbempfinden nicht übereinzustimmen (z. B. der Hinweis "blue" findet sich auch bei Sippen, die in Kultur eindeutig violette Töne zeigen). Rein blaue Töne scheinen nicht häufig zu sein, sieht man von hellblauen Blüten bei manchen Populationen von A. tridactylus ab. Die meisten Arten weisen blauviolette Farbtöne auf, enthalten also eine rötliche, fliederfarbene Komponente ("mauve"). Die Verteilung von weißen Zungenblüten in der Gattung ist z. T. recht charakteristisch: entweder treten bei normalerweise blaublühenden Sippen einzelne weißblütige Exemplare auf (selten

bei beiden Unterarten von A. asteroides und bei A. alternifolius subsp. alternifolius, häufiger bei A. tridactylus), oder die Blütenfarbe ist artkonstant weiß (A. microglossus) mit gelegentlichem Stich nach rosa (A. reductus, Sammlerangabe). Statistisch zeigt sich eine Häufung der weißen Zungenblüten im nördlichen Teil des Gattungsareals (besonders bei A. tridactylus). Häufig ist bei Zungenblüten mit weißen Ligulae der röhrige Teil dunkelrot überlaufen.

Als Entwicklungstendenz läßt sich abschließend zusammenfassen, daß kleine, weiße Ligulae gegenüber großen, blauvioletten abgeleitet sind.

Röhrenblüten

Die Anzahl der Röhrenblüten schwankt je nach Größe der Köpfchen zwischen 5 (A. microglossus) und über 220 (A. capensis). Sie sind im Normalfall zwittrig und zumindest potentiell fertil. Männliche Blüten mit funktionsfähigen Antheren und Griffeln, die Fegehaare, aber kein oder nur reduziertes Narbengewebe besitzen, treten nur im Zentrum der Köpfchen von A. microglossus auf.

Meist sind die Röhrenblüten gelb gefärbt, wobei die Kronzipfel dunkelrot oder dunkelgrün überlaufen sein können. Die Grünfärbung der Spitzen ist besonders für A. capensis charakteristisch. Bei anderen Arten (z.B. A. flosculosus, A. coilopodius) wurde eine grüne Verfärbung der Spitzen vor allem bei Blüten beobachtet, die im Knospenzustand gepreßt worden waren. Einige Arten (A. microglossus, A. reductus) besitzen artkonstant weiße Röhrenblüten, die oft im unteren Teil dunkelrot überlaufen sind. Bei A. tridactylus, wo sowohl gelbe wie auch weiße Röhrenblüten auftreten, sind weiße Röhrenblüten anscheinend stets mit weißen Zungenblüten, gelbe Röhrenblüten mit blauvioletten Zungenblüten gekoppelt. Der gelegentliche Sammlerhinweis "yellow centres" bei Exemplaren mit offensichtlich weißen Röhrenblüten ist wohl auf die Gelbfärbung der Blüten durch Pollen zurückzuführen.

Nach Länge und Form der Kronröhre lassen sich etwa drei Typen von Röhrenblüten unterscheiden (Abb. 18 im systematischen Teil): 1. lange (5-7 mm, im Extremfall bis 9 mm) schmale Blüten in der asteroides - Gruppe und bei A. epaleaceus;

2. mittellange Blüten (um 3-5 mm) von schmal trichterig-glockiger Form in der strigosus - Gruppe, bei A. coilopodius und bei A. nanus; 3. kurze (um 2-3 mm) schmale Blüten bei den abgeleiteten Arten A. reductus und A. microglossus. Weitere Zusammenhänge werden deutlich bei Berücksichtigung der Größe der zugehörigen Achänen. In Abb. 5 sind die verschiedenen Längen der Kronröhre bei den einzelnen Sippen zusammengestellt, außerdem wird der Quotient aus Länge der Kronröhre und Länge der reifen Achänen angegeben. Es zeigt sich, daß dieser Wert für die meisten Sippen um 1,5-2 liegt, während bei einigen der abgeleiteten Arten gegenläufige Tendenzen festzustellen sind: bei A. reductus und A. microglossus ist die extreme Verkürzung der Röhren mit einer extremen Vergrößerung der Achänen gekoppelt (Quotient um 0,5), bei A. epaleaceus sind die ursprünglichen, langen Röhren erhalten geblieben, die Achänen dagegen wurden extrem verkleinert (Quotient über 4).

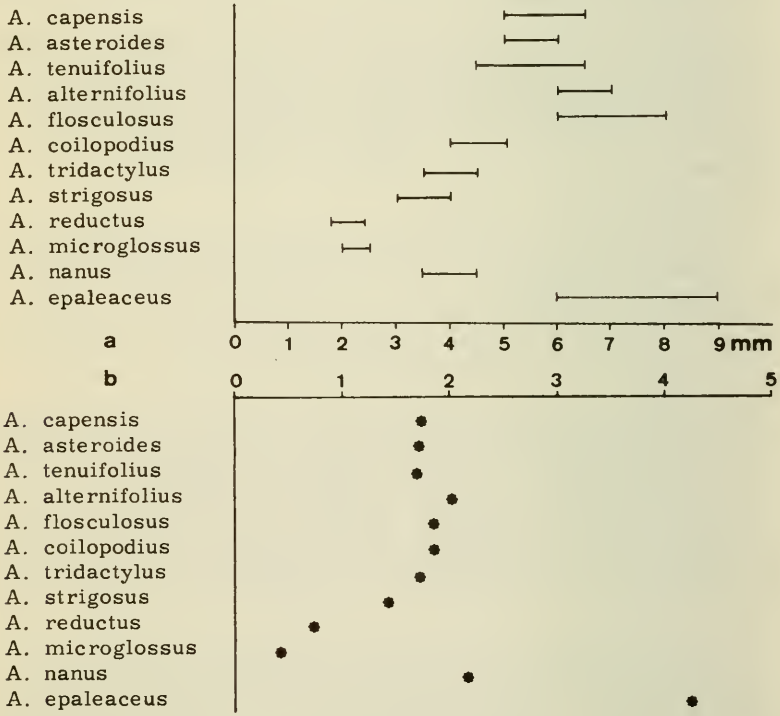


Abb. 5: Röhrenblüten bei Amellus. a) Länge der Kronröhre - b) Durchschnittlicher Quotient aus Kronröhrenlänge und Länge der reifen Achänen.

Bei den meisten Arten spreizen die 5 Kronzipfel während der Blütezeit, erst beim Abblühen neigen die Zipfel zusammen. Bei A. flosculosus und bei A. alternifolius fällt auf, daß die Blüten ihre gesamte Entwicklung mit zusammenneigenden Kronzipfeln durchmachen.

Ein wichtiges Gattungsmerkmal sind die gelb, orange oder dunkelrot gefärbten Ölstriemen im oberen Teil der Kronröhre, die schon der genaue Beobachter CASSINI (1817 b) beschreibt und auf deren Bedeutung für Amellus O. HOFFMANN (1893) und MERXMÜLLER (1954) hinweisen. Diese Ölbehälter sitzen auf dem Nerv direkt unterhalb der Gabelung zwischen zwei benachbarten Kronzipfeln. Ihre Größe ist sehr variabel und schwankt auch innerhalb eines Köpfchens oder sogar einer Blüte. Bei manchen Arten sind sie relativ langgestreckt (A. epaleaceus, A. nanus), bei anderen auf kleine kugelige Gebilde reduziert (z. B. A. reductus, A. microglossus). Die asymmetrische Ausbildung je nach Stellung der Blüten im Köpfchen wurde schon besprochen.

Dichte Borstenhaare an der Spitze der Kronzipfel sind eine merkwürdige Besonderheit, die zur Charakterisierung von A. capensis beitragen. Normalerweise beschränkt sich die Behaarung der Röhrenblüten auf Drüsenhaare im unteren Teil der Kronröhre, besonders in Höhe der Ansatzstelle der Filamente. In zwei Ausnahmefällen wurden jedoch einzelne Borstenhaare im unteren Teil der Kronröhre beobachtet.

Antheren

Die Form der Antheren entspricht mit der abgerundeten Basis und dem lang-dreieckigen apikalen Anhängsel dem Astereen-Typ (GRAU 1977).

Der apikale Konnektivfortsatz ist weiß bis blaßgelb, häutig, der Mittelteil besteht aus zahlreichen schmalen, parallel bis leicht fächerförmig verlaufenden Zellen, der Rand wird von einer charakteristischen Reihe relativ breiter U-Zellen gebildet. Die Länge des Anhängsels variiert weniger als die Breite am unteren Ende, die von der Gesamtbreite der Anthere bestimmt wird. Das obere Ende kann spitz bis zugespitzt (besonders bei A. coilopodius) sein.

Große Unterschiede innerhalb der Gattung zeigen sich jedoch in Bezug auf die Länge der Theken (Abb. 19 im systematischen Teil), die die Spanne von 0,3 mm bis 2,5 mm umfaßt. Die Länge der Antheren ist zwar mit der Länge der Röhrenblüten gekoppelt, bei

A m e l l u s ist aber die zunehmende Verkürzung der Antheren bei abgeleiteten Sippen in weit stärkerem Maße erfolgt als die parallellaufende Verkleinerung der Kronröhren derselben Sippen. Zudem fällt auf, daß das apikale Anhängsel bei den Sippen mit kleinen Antheren nicht im gleichen Maßstab mitverkürzt wurde. Die Kleinheit der Antheren ist daher sicher nicht durch äußere Zwänge bedingt, sondern steht in Korrelation zur geringeren Pollenmenge, die produziert wird. Es liegt nahe, einen Zusammenhang zwischen geringer Pollenmenge und möglicher Selbstfertilität zu suchen, weil dann wenige Pollenkörner die Bestäubung sichern würden und Verluste bei der Übertragung des Pollens auf andere Blüten ohne Bedeutung wären. Für A. m i c r o g l o s s u s , eine Sippe mit kleinen Theken (0,5 - 0,7 mm), konnte Selbstfertilität in Kultur nachgewiesen werden: Köpfchen, die ihre ganze Entwicklung vor möglichen Bestäubern geschützt durchmachten, setzten genauso reife Achänen an wie nicht isolierte Köpfchen derselbenPflanze. A. r e d u c t u s besitzt noch kleinere Theken (0,3 - 0,5 mm) mit noch weniger Pollen, woraus auch hier indirekt auf Selbstfertilität geschlossen werden kann.

Staminodien spielen in der Gattung eine untergeordnete Rolle. In kultiviertem Material von A. s t r i g o s u s subsp. s t r i - g o s u s konnte in einem Fall in mehreren Zungenblüten einer Pflanze je ein Staminodium festgestellt werden. Die reduzierten Zungenblüten einer Aufsammlung von A. a s t e r o i d e s enthielten ebenfalls gelegentlich ein Staminodium. Regelmäßig treten dagegen ein bis vier Staminodien in den reduzierten weiblichen Randblüten der Köpfchen von A. c a p e n s i s auf (siehe hierzu auch Artbeschreibung im systematischen Teil).

Pollen

Die Pollenkörner bei A m e l l u s sind tricolporat, spinos und von sphäroidischer Gestalt. Sie entsprechen damit dem Normaltyp der Astereen (GRAU 1977). Es konnten im lichtmikroskopischen Bereich keine wesentlichen Unterschiede zwischen Pollen verschiedener Arten oder Gruppen festgestellt werden. Die Größe ist recht einheitlich, wohl bedingt durch das augenscheinliche Fehlen von Polyploiden. Auch zwischen Pollen von Arten mit x = 9 (z. B. A. n a n u s) und x = 6 (A. m i c r o g l o s s u s) besteht kein Größenunterschied.

Griffel

Die Verhältnisse bei den Griffeln stimmen für A m e l l u s mit dem Normalfall bei anderen Astereen durchaus überein (siehe hierzu SOLBRIG 1963, JONES 1976, GRAU 1977). Der Griffel ist im Querschnitt rund und spaltet sich im oberen Teil in zwei narbentragende, im Querschnitt halbkreisförmige Äste, die bei Zungenblüten und Röhrenblüten verschieden gestaltet sind. Der ungeteilte Abschnitt des Griffels wird von zwei Leitbündeln durchzogen, die sich in den Narbenästen fortsetzen.

Bei den zwittrigen Röhrenblüten enden die Griffeläste in dreieckige, dicht mit Fegehaaren besetzte Anhängsel, deren Form und Länge bei den einzelnen Arten unterschiedlich ist. Lang-dreieckige Anhängsel (Verhältnis Länge : Breite bis 3 : 1) charakterisieren die ursprünglicheren Arten der a s t e r o i d e s - Gruppe und A. c o i l o p o d i u s , Formen mit einem Verhältnis um 2 : 1 treten bei den mäßig abgeleiteten Arten auf (z. B. in der s t r i g o s u s - Gruppe), während die stark abgeleiteten Arten A. r e d u c t u s und A. m i c r o g l o s s u s einen kurz-dreieckigen Typ mit Länge : Breite nahe 1 : 1 aufweisen. Möglicherweise ist auch die Entwicklung der Form des Griffelanhängsels bei A m e l l u s in dieser Richtung zu deuten. Ein langgestrecktes Anhängsel wäre demnach ursprünglicher als ein kurzes, bei dem die Fegehaare im unteren Teil konzentriert sind und das so besser an seine Funktion angepaßt scheint. Ob dies in jedem Fall auch für andere Gattungen zutrifft, sei dahingestellt. Ein extrem verlängertes Anhängsel wie z. B. bei F e l i c i a s m a r a g d i n a (Abb. bei GRAU 1973) dürfte eine Sonderentwicklung darstellen. Einige Griffelformen von A m e l l u s zeigt Abb. 20 im systematischen Teil.

Der unterschiedlichen Form der Anhängselspitze - stumpf oder spitz - sollte nicht zuviel Bedeutung beigemessen werden. Sie wird wesentlich durch die Zahl und Länge der Fegehaare im oberen Teil bestimmt, weniger durch die Grundform des Anhängsels selbst.

Die Griffel der funktionell männlichen Blüten im Zentrum der Köpfchen von A. m i c r o g l o s s u s sind nicht einheitlich gestaltet; die Entwicklung scheint hier noch nicht abgeschlossen zu sein. Manche Blüten weisen durchaus noch Narbengewebe auf, dessen Papillen jedoch irgendwie geschrumpft wirken. Den Griffeln anderer Blüten fehlt das Narbengewebe völlig, die Fegehaare reichen dann ziemlich weit an den Griffelästen herunter. Diese Griffel nähern sich also dem Typ, den GRAU (1977) als häufig für Blüten mit steril bleibenden Gynoeceum angibt und (1970) für P o l y a r r h e n a abbildet.

Die Beobachtungen, die JONES (1976) über das Entfalten des Griffels bei verschiedenen Astereen angibt, lassen sich an A m e l l u s bestätigen. Nach dem Durchwachsen der Antherenröhre und dem Herausschieben des Pollens weichen erst die unteren, narbentragenden Abschnitte auseinander, während die beiden dreieckigen Anhängsel zunächst noch verbunden bleiben und sich erst später voneinander lösen. Schon CASSINI bildete den Astereen-Griffel in dieser Weise ab (1816) und beschrieb das Entfalten sehr treffend (1817a) "... de manière à figurer le plus souvent une sorte de pince ou de tenaille". Beim üblichen Präparieren in Wasser geht dieses für die Astereen wohl typische Bild verloren, weshalb in späteren Arbeiten anderer Autoren die Griffeläste fast immer in der bekannten V-Form spreizend dargestellt werden.

Den Griffeln der weiblichen Zungenblüten fehlen die Fegehaare, die Griffeläste sind daher gleichmäßig schmal und tragen Narbenpapillen bis zur Spitze. Bei A m e l l u s sind diese Griffel der Zungenblüten wesentlich tiefer gespalten als die der Röhrenblüten. Die Griffeldimorphie ist also sehr deutlich ausgeprägt. Ein Vergleich z.B. mit den A s t e r - Arten Südafrikas (LIPPERT 1973) zeigt, daß diese Dimorphie nicht immer so extrem sein muß.

In den wenigen Fällen, wo in Zungenblüten von A m e l l u s einzelne Staminodien beobachtet wurden, zeigten auch die Griffeläste gewisse Abweichungen vom normalen Zungenblüten-Typ und wiesen wenige, unregelmäßig zerstreute Fegehaare auf, die vereinzelt auch an der Innenseite der Griffelschenkel auftraten. Dies trifft regelmäßig für die Griffel der reduzierten weiblichen Randblüten von A. c a p e n s i s zu.

Pappus

Der Pappus bei A m e l l u s bietet ein gutes Beispiel für verschiedene Entwicklungstendenzen innerhalb einer Gattung. Bei den einzelnen Arten ist der Pappus ziemlich unterschiedlich ausgebildet, es ist daher schwierig, die Gattung nach Pappusmerkmalen zu definieren.

Im Normalfall besteht der Pappus aus einer Reihe von fünf gleichlangen Borsten und alternierenden winzigen Schüppchen. Die Kombination von fünf Borsten und fünf Schuppen ist auch von anderen Gattungen bekannt, wie z.B. P e n t a t r i c h i a , K r i g i a oder U r s i n i a (PRASSLER 1967). Die Borsten bei A m e l l u s sind zart, weiß, gleichmäßig kurz gezähnt und sehr hinfällig (Abb. 24 und 25 im systematischen Teil). Die Schüppchen sind häutig, weiß,

meist zu fünf, jedoch unregelmäßig zerteilt, weshalb die Anzahl oft nicht eindeutig festzustellen ist. Sie sind persistent und stehen zur Reife entweder aufrecht oder spreizen auseinander. Dieses Spreizen ist wohl der Grund, weshalb der Pappus bei A m e l l u s meist als zweireihig, und zwar mit äußeren Schüppchen und inneren Borsten, beschrieben wurde. Vor allem die nachfolgend beschriebenen Abwandlungen wie z. B. die Verwachsungen bei A. m i c r o - g l o s s u s machen jedoch deutlich, daß es sich um einen einreihigen Pappus handelt, dessen Bestandteile sich frühzeitig differenzieren. Die Anordnung auf der Achäne ist ziemlich konstant: von den fünf Borsten steht eine an der dem Köpfchenzentrum zugekehrten (inneren) Schmalseite, von den Schuppen eine an der äußeren Schmalseite der Achäne. Der Zusammenhang mit der Stellung der Spreuschuppen ist deutlich (Platzgründe).

LINNÉ (1759 a) sah zunächst offensichtlich nur die Borsten ("pappus simplex"); seit CASSINI (1817 c) werden Borsten und Schuppen genannt, und seit NEES (1833) wird der Pappus bei Zungen- und Röhrenblüten als verschieden ausgebildet beschrieben. Diese letztere Angabe, die von späteren Autoren meist übernommen wurde, trifft jedoch nicht generell zu (vergl. MERXMÜLLER 1950). Das angebliche Fehlen von Borsten beim Pappus der Zungenblüten ist sicherlich auf das Abbrechen dieser Borsten beim Abpräparieren der Hüllschuppen zurückzuführen. Es konnte festgestellt werden, daß der Pappus bei Zungen- und Röhrenblüten prinzipiell gleich gestaltet ist. Es kommt jedoch vor, daß an den Zungenblüten weniger und kürzere, bisweilen auch ungleich lange Borsten ausgebildet werden.

Die Länge der Pappusborsten der Röhrenblüten bietet ein wichtiges Merkmal zur Sippentrennung. Eine Zusammenstellung für die einzelnen Arten findet sich in Abb. 6. Auch die Länge der Pappusschuppen ist unterschiedlich (von 0,05 mm bei A. r e d u c t u s bis 1 mm bei A. m i c r o g l o s s u s), beträchtliche Schwankungen innerhalb einer Art sind jedoch häufig. Als charakteristisch erweist sich hier nur die Form, die einigermaßen artkonstant ist und spitze (z. B. bei A. t e n u i f o l i u s) von gestutzten Schuppen (z. B. bei A. c o i l o p o d i u s) unterscheiden läßt.

Die Pappusborsten spielen bei A m e l l u s mit Sicherheit keine Rolle bei der Ausbreitung, wie ihre Hinfälligkeit zeigt. Bei einigen Arten, vor allem solchen mit relativ langen Borsten, konnte nachgewiesen werden, daß die Basis der Pappusborsten, die spätere Abbruchstelle, lignifiziert ist. Aufrechte Pappusschuppen spreizten bei der Behandlung mit Phloroglucin-Salzsäure auseinander, eine Reaktion, die beim Befeuchten mit Wasser unterbleibt. Ein Beitrag der Schuppen zur Ausbreitung als Anheftungs- oder Verankerungshilfe kann daher

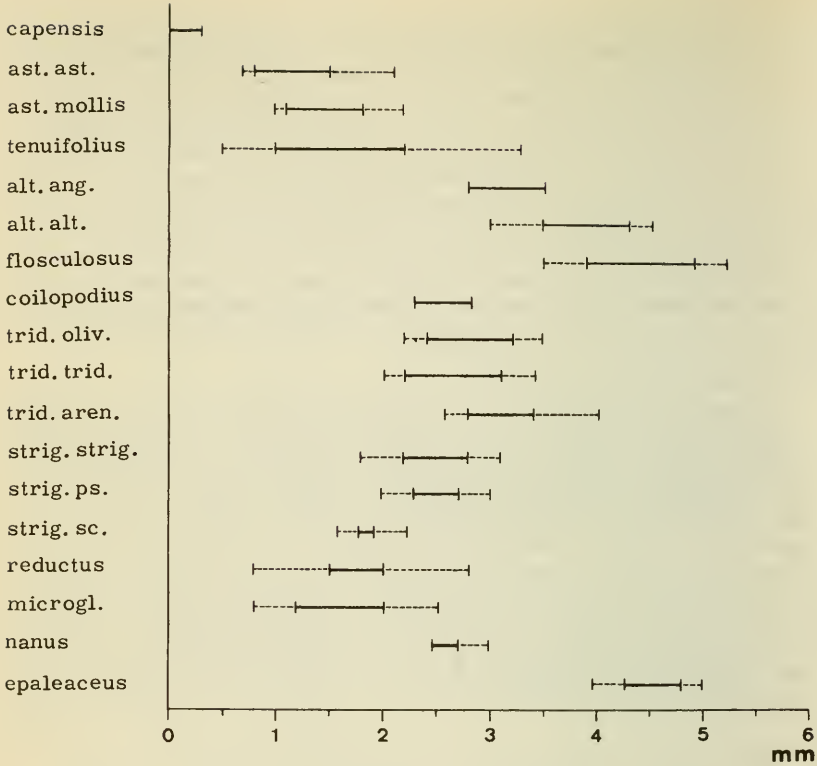


Abb. 6: Beobachtete Längen der Pappusborsten an Röhrenblüten bei A m e l l u s . Durchgezogene Linien umfassen mindestens 75% der Pflanzen, gestrichelte Linien erfassen die Extreme. Bei A. c a p e n s i s wurden die Maße der Pappusschuppen angegeben. Abkürzungen siehe Tabelle 5.

zwar nicht ausgeschlossen werden, ist aber sehr unwahrscheinlich. Eine Ausnahme ist vielleicht A. m i c r o g l o s s u s , wo zur Reifezeit die ganzen Köpfchen spreizen und mit den abstehenden, trockenen Hüllschuppen klettenartig wirken können, möglicherweise unter Mithilfe der relativ langen Pappusschuppen. Siehe hierzu auch Abschnitt "Ausbreitung".

Wenn die Pappusborsten keine Funktion haben, dann sind lange Borsten reliktär, kurze oder fehlende Borsten als Höherentwicklung zu werten. Die längsten Borsten innerhalb der Gattung finden sich in Namaqualand bzw. am unteren Oranje (A. flosculosus, A. alternifolius subsp. alternifolius, A. epaleaceus). Von hier aus läßt sich eine kontinuierliche Abnahme der Borstenlänge nach allen Richtungen verfolgen, und zwar sowohl für die einzelnen Arten untereinander wie auch für die einzelnen Populationen innerhalb einer Art. Diese Tatsache ist ein wichtiges Argument für die Überlegungen zum Entstehungszentrum der Gattung und der Ausbreitungsrichtung (siehe Abschnitt "Geographische Verbreitung").

Am besten läßt sich diese Abfolge in der asteroides - Gruppe demonstrieren, deren sechs Sippen ± aneinandergereihte Areale vom Oranje bis zum Kap besitzen und in gleicher Richtung eine Abnahme der Pappusborstenlänge von 5 mm (bei A. flosculosus) bis zum völligen Verlust der Borsten (bei A. capensis) aufweisen.

In Abb. 7 werden die verschiedenen Pappusformen schematisch einander gegenübergestellt und in Beziehung gesetzt. Ausgehend von Typ A läßt sich über B und C bis D die oben beschriebene Entwicklung in der asteroides - Gruppe verfolgen. Die Reduktion der Borstenlänge kann begleitet sein von einer Erhöhung der Borstenanzahl (Typ C), die als Ausdruck einer zunehmenden Nivellierung zwischen Borsten und Schuppen zu sehen ist. Eine andere Entwicklungslinie läßt sich von Typ A durch Verkürzung der Borsten und zunehmende Zygomorphie über Typ E bis F und G darstellen. Bei Typ F (äußere Röhrenblüten von A. microglossus) zeigt sich die Tendenz zur Verschiebung der Borsten auf die äußere Schmalseite der Achänen, die sich in Typ G (Zungenblüten von A. microglossus) fortsetzt. Hier findet sich nur noch eine kurze Borste an der äußeren und eine auffallend große, ± verwachsene Schuppe an der inneren Schmalseite der Achäne. Bei den Röhrenblüten von A. reductus (Typ H), wird ebenfalls nur noch eine Borste, selten zwei oder drei Borsten, ausgebildet, in jedem Falle aber an der inneren Schmalseite. Die Zungenblüten weisen bei A. reductus als einziger Art der Gattung keine Pappusborsten mehr auf, es wird also wieder Typ D erreicht. Eine gewisse Sonderentwicklung zeigt noch Typ I (A. nanus), nämlich eine differenzierte Ausbildung der Pappusborstenspitze durch eine Häufung von längeren Zähnen als bei anderen Arten.

Abschließend können folgende Tendenzen für die Entwicklung des Pappus bei A m e l l u s zusammengefaßt werden:

1. Reduktion der Länge der Pappusborsten bis zum Verlust (A - D).
2. Reduktion der Anzahl der Pappusborsten (G, H) bis zum Verlust (D).
3. Nivellierung von Pappusborsten und -schuppen (C, G).
4. Zygomorphe Ausbildung des Pappus (F, G, H).
5. Verwachsung (G).
6. Differenzierung des Pappus von Röhren- und Zungenblüten (A. r e d u c t u s , A. m i c r o g l o s s u s).
7. Sonderformen der Borsten (I).

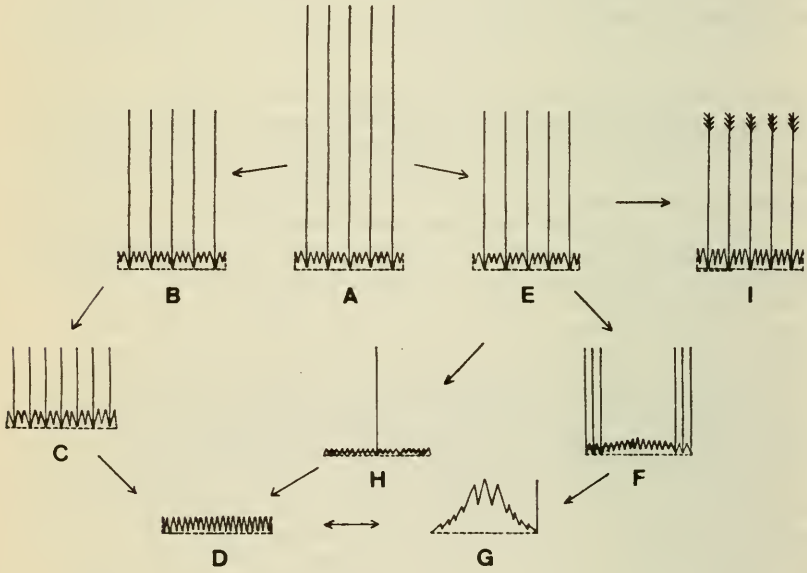


Abb. 7: Schematische Darstellung der Pappusformen bei A m e l l u s und ihre Beziehungen. Der Pappus wurde jeweils aufgeklappt gezeichnet, die äußeren Ränder entsprechen der äußeren Schmalseite der Achäne, die Mitte entspricht der inneren Schmalseite der Achäne. Weitere Erklärung im Text.

Achänen

Wichtige gattungskonstante Merkmale finden sich bei A m e l l u s im Bereich der Achänen. Bei allen Arten gleich ist z. B. die flachgedrückte Form mit den beiden randlichen Leitbündelwülsten. Ebenso sind bei allen Arten die reifen Achänen von heller Farbe, also weißlich, hellgrau oder gelblichbraun, nie tritt eine Dunkelfärbung auf wie bei den Nachbargattungen F e l i c i a , C h r y s o c o m a oder A s t e r . Die Stellung ist konstant radial, d.h. die Achänen weisen mit einer Schmalseite zur Mitte des Köpfchens hin und werden an der äußeren Schmalseite von den Spreuschuppen umfaltet. Durch parenchymatische Verdickungen kommt es zu gewissen Abwandlungen der Form. So sind die randständigen Achänen meist durch ungleichmäßige Verdickungen an der äußeren Schmalseite von im Querschnitt keilig - dreieckiger Gestalt.

Abb. 21 im systematischen Teil gibt einen Überblick über die auftretenden Formen und Größen der Achänen in der Gattung. Die Größenentwicklung ist durch zwei gegenläufige Tendenzen geprägt: mittelgroßen Achänen mit mittellangen Röhrenblüten stehen einerseits extrem große Achänen mit extrem kurzen Röhrenblüten gegenüber, andererseits extrem kleine Achänen mit relativ langen Röhrenblüten (siehe Abschnitt "Röhrenblüten").

Die Form der Achänen ist ziemlich artspezifisch. In der a s t e r o i d e s - Gruppe herrschen relativ schmale, lange Achänen vor - extrem bei A. f l o s c u l o s u s - während bei den einjährigen Sippen die Achänen sich mehr einer herzförmigen Gestalt nähern.

Der Achänenaufbau der Astereen hat in letzter Zeit zunehmendes Interesse gefunden und wichtige Ergebnisse gebracht (GRAU 1975, 1977, WIRTHMÜLLER 1977). Charakteristisch für die ganze Tribus scheint eine deutlich lignifizierte Testaepidermis aus einer Reihe charakteristisch U-förmig verdickter Zellen zu sein, die den Schutz des Embryos übernimmt. Der Grundtyp für die Astereen wäre demnach eine relativ dünnwandige, zweirippige Achäne mit relativ großen U-Zellen und wenig umgebendem Parenchym (GRAU unpubl.).

A m e l l u s paßt trotz seiner Sonderentwicklungen gut in dieses Bild. Der Schutz des Embryos wird hier auf unterschiedliche andere Weise erreicht, weshalb insgesamt eine Reduktion der U-Zellen festzustellen ist. In Abb. 8 sind die Zusammenhänge schematisch dargestellt, Abb. 9 gibt entsprechende Details. Dem Normaltyp der Astereen (große U-Zellen, wenig Parenchym) kommen bei A m e l l u s die Achänen von A. c o i l o p o d i u s am nächsten (Typ A). Eine Ausweitung des Sklerenchyms von beiden Leitbündelwülsten her führt zu einem geschlossenen Sklerenchymring um die U-Zellen (Typ B). Eine kräftige

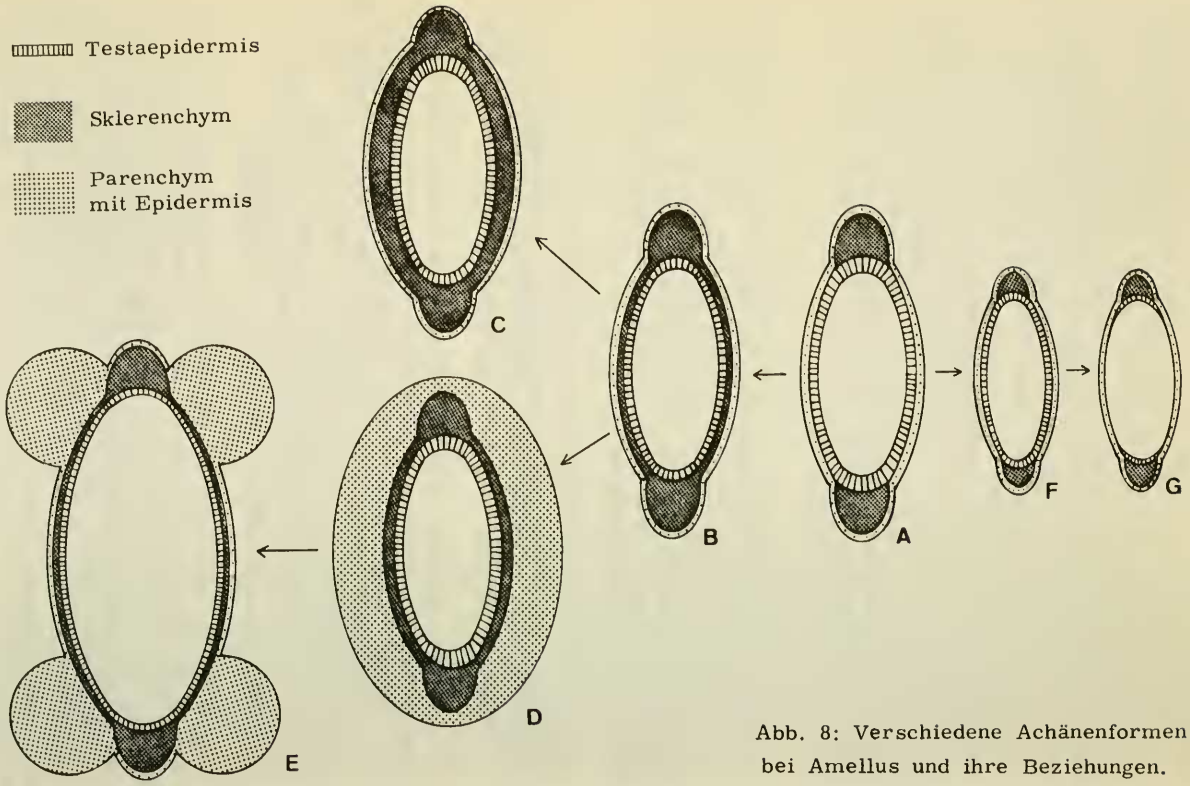


Abb. 8: Verschiedene Achänenformen bei Amellus und ihre Beziehungen.

Verdickung dieses Sklerenchyms kennzeichnet die Achänen der asteroides-Gruppe (Typ C), die einzeln verbreitet werden. Eine Verdickung des schwammigen Parenchyms führt von Typ B zu Typ D, den Achänen der strigosus-Gruppe, die zur Reifezeit im Köpfchen eine gemeinsame Oberfläche bilden und relativ fest mit dem Köpfchenboden verbunden bleiben. Morphologische Differenzierung des Parenchyms (dicke randliche Wülste) und Reduktion des Sklerenchyms führen über Zwischenformen (A. reductus) zu den auffallend großen Achänen von A. microglossus (Typ E). Die Form der randlichen Parenchymwülste ist wohl durch Platzverhältnisse bedingt, wie die fast regelmäßige Verdickung randständiger Achänen aller Sippen zeigt. In der strigosus-Gruppe weist der Umriß der Achänen häufig gewisse Unregelmäßigkeiten auf, während bei A. microglossus, wo die Achänen der Zungen- und der Röhrenblüten deutlich auf Lücke stehen, die Form des randlichen Wulstes fixiert ist. Eine gewisse Schutzfunktion für den Embryo übt das reichliche Parenchym wohl auch aus. Dies gilt zumindest für die parenchymatisch verdickte, freiliegende Oberseite der reifen Achänen in den Köpfchen der strigosus-Gruppe. Der Schutz des Embryos wird bei den ausgeprägt synaptospermen Arten A. epaleaceus und A. nanus durch die kräftigen Hüllschuppen gewährleistet. Damit gekoppelt ist eine weitgehende Reduktion der Fruchtwand. Von Typ A durch Abflachen der U-Zellen und Verkleinerung der ganzen Achäne herzuleiten ist Typ F, A. epaleaceus. Bei A. nanus (Typ G) sind die U-Zellen im Hauptteil der Achäne sogar nur auf Kappen an beiden Schmalseiten beschränkt, nur am oberen Ende der Achäne im Bereich parenchymatischer Verdickung ist im Querschnitt noch ein geschlossener U-Zellen-Ring erkennbar. Daher lösen sich bei den Achänen von A. nanus die randlichen Leitbündelwülste leicht ab.

Die Epidermiszellen enthalten zur Reifezeit regelmäßig amorphe Einlagerungen, die die helle Farbe der Achänen bedingen. Dies ist möglicherweise ein Schutz von intensiver Sonneneinstrahlung. Die Oberseite der Epidermiszellen ist bei manchen Arten zu zapfenförmigen Fortsätzen ausgezogen, was den Schutzeffekt (Streuung des einfallenden Lichts und Isolierung) verstärkt. Es fällt nämlich auf, daß diese Zapfen besonders bei den Sippen auftreten, deren reife Achänen entweder ganz frei liegen (A. microglossus) oder zumindest die verdickte Oberseite exponieren (strigosus-Gruppe). Dies erklärt jedoch nicht die regelmäßigen Epidermiszapfen bei A. nanus und A. epaleaceus, den Sippen mit krugförmig geschlossener Hülle. In der asteroides-Gruppe wurden Epidermiszapfen nur bei A. alternifolius beobachtet. Die Ausbildung der Zapfen ist abhängig vom Reifegrad der Achänen, außerdem sind im unteren Teil der Achäne oft nur kürzere, flachere Formen zu finden. Abb. 22 g im systematischen Teil zeigt die Oberflächenstruktur eines solchen Epidermisfortsatzes, wie sie sich im Rasterelektronenmikroskop darstellt. In der asteroides-Gruppe sind die Epidermiszellen flach bis schwach gewölbt. A. coilopodius zeigt eine gewisse Mittelform mit runderen Ausstülpungen.

Eine Ausnahme ist das Auftreten von Ölbehältern auf den Achänen. Wenige Achänen von A. flosculosus weisen einen einzelnen kleinen runden Ölkörper auf der Breitseite direkt unterhalb des Pappus auf. Bei A. tenuifolius wurden außerdem einzelne Achänen mit Ölschläuchen entlang der Schmalseite beobachtet.

Ein wichtiges Charakteristikum ist die Behaarung der Achänen, vor allem die Form der einzelnen Haare (siehe folgendes Kapitel). Die Behaarungsdichte ist sehr unterschiedlich. Den fast kahlen Achänen der asteroides-Gruppe stehen als anderes Extrem die überaus dicht behaarten Achänen von A. epaleaceus und A. nanus gegenüber. Meist sind nur die Ränder der Achänen stärker behaart, die Fläche ist kahl oder weist nur kurze Haare auf. Für viele Sippen charakteristisch ist der Unterschied in der Behaarungsdichte zwischen den Achänen von Zungenblüten und Röhrenblüten. Sehr dicht und auch auf der Fläche behaarte Achänen gehören zu Zungenblüten, nur randlich bewimperte Achänen zu Röhrenblüten. Zwischenformen treten ebenfalls auf (siehe hierzu auch Abschnitt "Anordnung und Art der Einzelblüten im Köpfchen"). Es läßt sich also eine gewisse Tendenz zu Heterokarpie feststellen, da randständige und flächenständige Achänen durchaus unterschiedlich ausgebildet sein können.

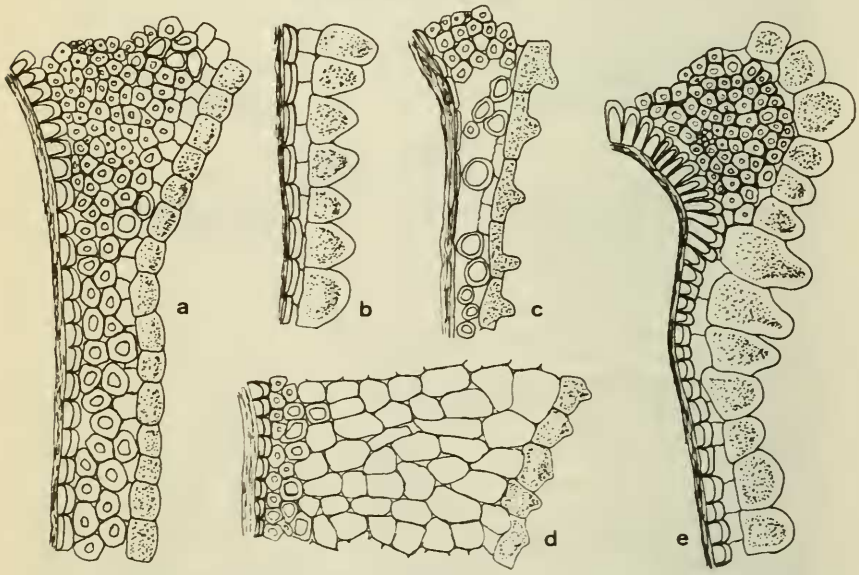


Abb. 9: Ausschnitte aus der Fruchtwand von a) A. capensis - b) A. epaleaceus - c) A. nanus - d) A. strigosus subsp. strigosus - e) A. coilopodius.

Achänenhaare

Die Behaarung der Achänen besteht bei A m e l l u s primär aus den für viele Compositen typischen "Zwillingshaaren". Als zusätzlicher Haartyp kommen einzelne mehrzellige Borstenhaare auf den Achänen von A. c a p e n s i s vor, bei der Art also, die auch durch Borstenhaare an den Kronzipfeln der Röhrenblüten auffällt. Drüsenhaare auf den Achänen treten in der Gattung nie auf.

Der Bau und die Entwicklung der Compositen-"Zwillingshaare" sind Gegenstand mehrerer ausführlicher Arbeiten (z. B. HEINECK 1890, HANAUSEK 1910, HESS 1938, ROTH 1977). Hier sollen daher nur die Besonderheiten bei A m e l l u s besprochen werden. Einen Überblick über die Formen der Achänenhaare in der Gattung gibt Abb. 2 im systematischen Teil.

Die Länge der einzelnen Haare ist sehr unterschiedlich. Sie ist einmal abhängig von der Stellung des Haares an der Achäne - lange Haare am Rand, seltener auch am Grund der Achäne, sehr kurze Haare auf der Fläche der Achäne - zum anderen artspezifisch. Bei den meisten Arten liegt die maximale Länge der Haare um 0,3 mm, einige Sippen besitzen jedoch sehr kurze Haare (0,1 mm z. B. bei A. a s t e r o i d e s), andere sehr lange (bis 1,0 mm bei A. e p a l e a c e u s).

Die Länge der Achänenhaare ist deutlich gekoppelt mit ihrer Fähigkeit, beim Befeuchten mit Wasser abzuspreizen. Bei Arten mit kurzen Achänenhaaren (a s t e r o i d e s - Gruppe) ist keine oder nur eine sehr zögernde Bewegung festzustellen, bei Arten mit mittellangen Achänenhaaren (z. B. s t r i g o s u s - Gruppe) ist ein langsames Abspreizen zu beobachten, während bei Arten mit langen Achänenhaaren, vor allem bei A. e p a l e a c e u s und A. n a n u s , eine schlagartige Reaktion erfolgt.

Wie die oben genannten Autoren darlegen, ist diese Reaktion durch den Bau der Haare bedingt: außer den beiden langgestreckten Zellen, die zusammen den Hauptteil des "Zwillingshaares" ausmachen und ihm den Namen gaben, gehören im Normalfall zwei (selten mehrere) weitere Zellen an der Basis zum Haar. Von diesen bildet die am inneren Winkel zwischen Haar und Achäne gelegene Zelle ein hygroskopisches Schwellpolster, das das beschriebene Abspreizen bewirkt.

Die Funktion der Achänenhaare im Zusammenhang mit anderen Faktoren beim unterschiedlichen Ausbreitungsverhalten der einzelnen Arten wird im folgenden Abschnitt besprochen. Die Achänenhaare von A m e l l u s sind nur in unterschiedlichem Ausmaß am Spreizen der

Köpfchen beteiligt; sie dienen nicht als Schleimlieferanten zum Anheften der Achänen. Beim Präparieren in Wasser konnte kein Schleimaustritt an der Spitze der Achänenhaare beobachtet werden, nur bei der Behandlung mit Chloralhydrat platzten in Einzelfällen (A. microglossus, A. nanus) die Haare an der Spitze auf und setzten geringe Mengen von Schleim frei. Dies ist jedoch ein Artefakt, das die quellende Wirkung von Chloralhydrat auf Polysaccharide demonstriert. Wenigstens konnte auf diese Weise nachgewiesen werden, daß das kleine Lumen der beiden langgestreckten Zellen überhaupt Schleimstoffe enthält.

Eines der wichtigsten Merkmale zur Sippentrennung bei Amellus ist die unterschiedliche Ausbildung der Spitze der Achänenhaare. Hier zeigt sich eine erstaunliche Vielfalt. Der von vielen Compositen-Gattungen bekannte Normaltyp, bei dem die Enden der beiden langgestreckten Zellen in zwei kurze freie Spitzen auslaufen, ist auch hier vertreten. Dieser Typ tritt in der gesamten asteroides - Gruppe auf, ferner an den langen Haaren von A. epaleaceus und bei einer Unterart von A. tridactylus. Bei A. tridactylus läßt sich über alle drei Unterarten die kontinuierlich zunehmende keulig-kugelige Verdickung der Haarenden verfolgen, die bei der subsp. arenarius die typischen Achänenhaare mit zwei aufgesetzten Halbkugeln am Ende ergibt (siehe hierzu auch Abschnitt "A. strigosus - Gruppe" und Artbeschreibung von A. tridactylus im systematischen Teil). Dieser letzte Haartyp charakterisiert auch A. microglossus. Weniger starke Verdickungen am Ende, dafür zwei deutliche, aufgesetzte Spitzen sind typisch für A. coilopodius. Durch Auseinanderweichen, Umbiegen und Einrollen der Zellenden erhalten die Achänenhaare bei A. strigosus, A. reductus und A. nanus ihre typische Hakenform. Dieser Haartyp wird erstmalig von SCHENK (1877) für Amellus beschrieben. Ähnliche Hakenhaare finden sich mit gewissen Abwandlungen auch in anderen Gattungen der Astereen, z.B. bei Ceruana (HANAUSEK 1910), Townsendia (HESS 1938) oder Dacryotrichia (WILD 1973).

Alle diese Haarformen sind am deutlichsten an den langen Haaren am Rand der Achäne ausgeprägt. Die kurzen Haare auf der Achänenfläche sind meist eine Stufe einfacher ausgestattet. So treten randständige Achänenhaare mit verdickten Enden meist zusammen mit flächenständigen schmal zweispitzigen Achänenhaaren auf, während randständige Hakenhaare von flächenständigen keulig verdickten Haaren begleitet werden. Der letztere Fall wird in Abb. 23 a-c im systematischen Teil für A. reductus demonstriert, wo je ein Haar vom Rand und von der Fläche der Achäne sowie eine Zwischenform von der Übergangszone dargestellt sind.

Es bietet sich an, die Form der Haarenden mit einer Funktion beim Ausbreiten bzw. genauer beim mechanischen Verankern der Achänen am Boden in Zusammenhang zu bringen.

Ein Vergleich mit anderen Gattungen zeigt, daß mittellange Achänenhaare mit zwei geraden kurzen Spitzen am Ende den Normaltyp darstellen. Es stellen dann sowohl sehr kurze wie sehr lange Haare eine Ableitung dar, während die Entwicklung der Haarenden in folgender Reihe zu sehen ist: kurz zweispitzig - keulig verdickt - zweikugelig verdickt - hakig. Wenn die hakige Form der Achänenhaare ein Endprodukt der Ableitung ist, wäre es durchaus möglich, daß dieses Stadium an mehreren Stellen der Gattung erreicht wurde. Tatsächlich bilden die drei Arten, die diesen Haartyp aufweisen (A. strigosus, A. reductus, A. nanus), einen Komplex, der zwar viele Ähnlichkeiten zeigt, aber keineswegs als Einheit zu betrachten ist. A. strigosus steht A. tridactylus weit näher als den beiden anderen Arten mit Hakenhaaren und ist wahrscheinlich ein Abspaltungsprodukt aus diesem Bereich. A. reductus und A. nanus sind deutlich abgeleitete Arten, die eine eigene Entwicklung durchgemacht haben, deren Anfänge aber möglicherweise auch im tridactylus - Bereich zu suchen sind.

Eine letzte Differenzierungsmöglichkeit im Bereich der Achänenhaare betrifft die Oberflächenstruktur. Farblose bzw. gelblich-weiße oder bräunliche Haare besitzen eine relativ glatte Oberfläche, während feine bis grobe Poren, Runzeln oder warzige Auflagerungen durch zunehmende Lichtreflexion eine weiße Farbe der Haare ergeben. Diese Strukturen, die das Rasterelektronenmikroskop verdeutlicht, sind aus Abb. 22 und 23 im systematischen Teil ersichtlich.

Ausbreitung

Innerhalb von Amellus existieren verschiedene Möglichkeiten der Fruchtverbreitung. Eine Reihe von unterschiedlichen Faktoren und Eigenschaften spielen hier eine Rolle: Form, Festigkeit und Struktur des Involucrums; Größe und Gestalt der Spreuschuppen; Abmessungen und sekundäre Verdickung der Achänen; Anzahl, Länge und Funktionsfähigkeit der Achänenhaare.

Im einfachsten Fall werden die Achänen einzeln verbreitet (asteroides-Gruppe). Das kräftige Involucrum spreizt in diesen Fällen kaum und behält seine glockige Gestalt, die Spreuschuppen sind groß und starr, die Achänen relativ schmal und nur mit wenigen, kurzen (= reduzierten), feucht praktisch nicht spreizenden Achänenhaaren besetzt. Der Embryo wird hier durch eine relativ kräftige Sklerenchymschicht geschützt. Die reifen Köpfchen können lange Zeit, u.U. jahrelang erhalten bleiben. Die kräftigen Spreuschuppen bewirken eine dauernde Öffnung des Köpfchens,

und die bei Reife gelockerten Achänen können so über längere Zeit hinweg einzeln ausgestreut werden.

Bei den Arten der strigosus-Gruppe und bei A. reductus bleiben die Achänen sehr lange eng gepackt und mit dem Köpfchenboden verbunden. Die reifen Achänen sind, zum Schutz des Embryos, stark parenchymatisch verdickt und bilden zusammen eine kompakte Halbkugel. Die Hüllschuppen sind kürzer als beim vorigen Typ, aber doch so breit, daß sie sich randlich noch berühren. Die Spreuschuppen dagegen sind etwas reduziert; sie sind oft schmal, funktionslos und überragen die kräftigen Achänen nur wenig. Die Achänenhaare sind mittellang, spreizen bei Befeuchtung langsam ab und können so das Köpfchen lockern. Im Laufe der Zeit können sich einzelne Achänen aus dem Köpfchen lösen; es können aber auch ganze Köpfchen oder Teile verbreitet werden. Nach MURBECK (1920) wäre dies schon als Synaptospermie zu deuten (vergl. LACK 1974).

Stark ausgeprägte Synaptospermie kennzeichnet die abgeleiteten Arten A. epaleaceus, A. nanus und wohl auch A. coilopodius. Hier wird der Schutz des Embryos durch die kräftigen, zur Reifezeit krugförmig zusammenneigenden bis kugelig schließenden Hüllschuppen erreicht. Die Spreuschuppen sind extrem reduziert oder fehlen völlig. Die Achänen sind auffallend klein und besitzen eine bemerkenswert dünne Fruchtwand und im Fall von A. nanus auch eine reduzierte Testa. Sehr lange, dicht stehende und bei Wasserzusatz sehr schnell reagierende Achänenhaare bewirken das Öffnen der extrem harten Köpfchen. Als Verbreitungseinheit scheint zumindest bei A. nanus nicht nur das Köpfchen sondern sogar die ganze Pflanze zu dienen.

Eine Sonderentwicklung, vielleicht aus dem Bereich der strigosus-Gruppe, sind die extrem spreizenden, praktisch radförmig ausgebreiteten Köpfchen von A. microglossus. Hier stehen die einzelnen deutlich vergrößerten Achänen bei Reife völlig frei, bleiben aber mit dem Köpfchenboden fest verbunden. Spreuschuppen fehlen zumindest in der Köpfchenmitte. Eine klettenartige Wirkung des ganzen Köpfchens wird durch die schmalen, rauh behaarten und steif abstehenden Hüllschuppen erreicht und möglicherweise durch die auffallend großen Pappusschuppen unterstützt. An Epizoochorie wäre also zu denken.

Die Änderung des Ausbreitungsverhaltens bei Amellus, das zumindest in einer Richtung zu ausgeprägter Synaptospermie führt, macht deutlich, wieso das diagnostische Merkmal der vorhandenen Spreuschuppen hier bei wenigstens einer Art versagen kann. Gleichzeitig wird aber durch diese Entwicklung klar, daß Arten mit Spreuschuppen durchaus in einen Zusammenhang, d.h. die gleiche Gattung, mit solchen ohne Spreuschuppen gestellt werden können.

CYTOLOGIE

Kultur der Arten

Zur cytologischen Untersuchung der Gattung konnten insgesamt 10 der 18 Sippen im hiesigen Gewächshaus kultiviert werden. Einige Beobachtungen an diesen Pflanzen sollen hier gesondert aufgeführt werden, da sie für die jeweiligen Sippen nicht unbedingt auch an Wildstandorten zutreffen müssen.

Alle Pflanzen wurden aus Achänen von Wildmaterial gezogen, nur in einem Fall stammten sie aus einem botanischen Garten. Die Keimfähigkeit der Samen bleibt offensichtlich nur wenige Jahre erhalten, nach meinen Beobachtungen nur ein bis zwei, seltener drei oder mehr Jahre. Lediglich bei A. epaleaceus konnten zehn Jahre alte Achänen noch zum Keimen gebracht werden.Die Keimdauer beträgt vier bis zehn Tage. Die Kotyledonen sind meist rundlich, seltener etwas gestreckt (z. B. A. flosculosus), 3-9 mm lang und 2-6 mm breit. Ihre Größe ist recht charakteristisch für die einzelnen Sippen; bei A. tridactylus subsp. arenarius z. B. sind sie auffallend klein, bei A. nanus relativ groß.

Die folgenden ein bis drei Blattpaare sind auch bei Sippen mit ansonsten wechselständiger Beblätterung stets gegenständig und oft viel länger als die späteren, grün bleibenden Blätter (z. B. bei A. tridactylus subsp. arenarius bis 10 mal so lang). Sie wurden bei den Angaben zu den einzelnen Arten ebensowenig berücksichtigt wie die Wuchshöhe der kultivierten Pflanzen, die sich im allgemeinen höher oder länger, dünner und schwächer - z. B. aufsteigend statt aufrecht - entwickelten als die Wildformen, wie es von Xerophyten in feuchterer Umgebung auch zu erwarten ist. Zur Blattzähnung siehe Abschnitt "Morphologie".

Sippen mit strikt anliegender Behaarung zeigten in Kultur die Tendenz zu undeutlicherer Ausprägung dieses Merkmals. So wurden z. B. bei A. strigosus subsp. pseudoscabridus an den Stengeln, besonders unterhalb der Köpfchen, fast abstehende Haare beobachtet.

Von jeder Sippe konnten Pflanzen zum Blühen gebracht werden. Pflanzen der mehrjährigen Sippen A. asteroides subsp. asteroides, A. asteroides subsp. mollis und A. tenuifolius blühten frühestens im zweiten Sommer, d. h.

zeigten ab März-April Knospenansatz und kamen im Frühsommer (Mai-Juni) zum Blühen. Alle anderen Sippen, also auch der mehrjährige A. flosculosus, blühten spätestens nach einigen Monaten und zeigten sich im Blütenansatz unabhängig von Jahreszeit bzw. Tageslänge.

Bei normalerweise ligulaten Sippen kam es vereinzelt vor, daß rein discoide Köpfchen ausgebildet wurden, die auch keine reduzierten Zungenblüten enthielten (z. B. A. tridactylus subsp. arenarius). Umgekehrt traten in Ausnahmefällen bei Kümmerformen Köpfchen ohne Röhrenblüten auf, die nur eine Reihe von Zungenblüten aufwiesen (z. B. A. nanus). Bei manchen Köpfchen von A. asteroides subsp. asteroides, nur hier und nur bei Kulturmaterial, konnte eine auffällige Beobachtung gemacht werden: außer der normalen dreizipfligen Ligula mit vier Längsnerven wurde auf der gegenüberliegenden Seite der Röhre ein fast gleichlanges, gleich violett gefärbtes, schmales, in eine Spitze endendes Anhängsel mit einem Längsnerv ausgebildet, das senkrecht in die Höhe stand und so das Köpfchen scheinbar mit einer zweiten Reihe von Ligulae ausstattete. Dieses Phänomen trat, wenn überhaupt, gleichzeitig bei den meisten Zugenblüten eines Köpfchens auf und blieb auch im folgenden Jahr bei den entsprechenden Pflanzen konstant.

Zu willigem und reichlichem Fruchtansatz kam es nur bei A. microglossus und bei A. strigosus subsp. strigosus, bedingt auch bei A. flosculosus, A. asteroides mit beiden Unterarten und A. nanus, während die übrigen Sippen trotz künstlicher Bestäubung keine reifen Achänen ausbildeten. Es gelang auch nicht, künstliche Bastarde zu erzeugen.

Die Generationenfolge konnte beim schnellwüchsigen, selbstfertilen A. microglossus bis auf drei Generationen pro Jahr gesteigert werden, wenn die benötigte Ruhezeit bzw. der benötigte Hitze- statt Kälteschock für die Samen durch einige Tage Verweildauer im Wärmeschrank ersetzt wurde.

Chromosomenzahlen

Für A m e l l u s lag bis jetzt nur eine einzige publizierte Zählung vor (SOLBRIG et al. 1964). Im Laufe der vorliegenden Untersuchung konnten für 8 der 12 Arten bzw. 10 der 18 Sippen die Chromosomenzahlen ermittelt werden, so daß nun der größere Teil der Gattung cytologisch bekannt ist.

Die Untersuchungen von mitotischen Teilungsstadien erfolgten an Wurzelspitzen, die ca. 5 Stunden in 0,2 m 1-Hydroxychinolinlösung bei 6°C vorbehandelt wurden. Nach Hydrolyse mit 1 n Salzsäure bei 60°C (10 Minuten) wurde gequetscht und mit Orcein gefärbt.

Für alle Sippen wurden diese Zählungen an Meiosestadien in Pollenmutterzellen überprüft. Dies erschien notwendig, da das charakteristische Chromosomenpaar mit dem meist großen und oft weit entfernt liegenden Satelliten bei Mitosen leicht Anlaß zu Fehlzählungen gibt. Die Köpfchen wurden hierzu in Carnoy-Gemisch (Äthanol - Chloroform - Eisessig 6 : 3 : 1) fixiert, in Karmin-Eisessig aufgekocht, die Antheren herauspräpariert und gequetscht.

In Tabelle 3 sind die Ergebnisse der Zählungen und die Herkünfte der kultivierten Aufsammlungen (Details siehe bei den einzelnen Arten im systematischen Teil) zusammengestellt.

Belegexemplare der untersuchten Sippen liegen im Herbar der Botanischen Staatssammlung München.

Die in Tabelle 4 aufgeführten Zählungen anderer Autoren konnten alle bestätigt werden. SOLBRIGs Angabe A. "lychnitis" läßt zwar offen, ob es sich bei der untersuchten Sippe um A. a s t e r o i d e s subsp. a s t e r o i d e s , A. a s t e r o i d e s subsp. m o l l i s oder A. t e n u i f o l i u s nach der jetzigen Einteilung handelt. Alle drei in Frage kommenden Sippen weisen jedoch 2n = 16 auf. Beide Herbarexemplare in Kew mit Angabe der Chromosomenzahl gehören zu A. s t r i g o s u s subsp. s t r i g o s u s.

Tabelle 3: Eigene Zählungen.

Sippe	2n	Herkunft
A. nanus	18	2716 CB (Witpütz), SWA LUS, Aurasberge, leg. MERXMÜLLER & GIESS 32187
A. nanus	18	2716 DD (Witpütz), SWA LUS, Zebrafontein, leg. MERXMÜLLER & GIESS 28762
A. nanus	18	2716 DD (Witpütz), SWA LUS, Rosh Pinah, leg. MERXMÜLLER & GIESS 28490
A. nanus	18	2716 DD (Witpütz), SWA LUS, Rosh Pinah, leg. GIESS 14660
A. nanus	18	2717 CC (Chamaites), SWA LUS, Nuob Rivier, leg. MERXMÜLLER & GIESS 32431
A. nanus	18	2816 BA (Oranjemund), SWA LUS, Obibwasser, leg. GIESS 13812
A. nanus	18	2816 BB (Oranjemund), SWA LUS, Lorelei, leg. MERXMÜLLER & GIESS 32462
A. epaleaceus	18	2716 AD (Witpütz), SWA LUS, Sandykop, leg. MERXMÜLLER & GIESS 28477
A. epaleaceus	18	2716 BA (Witpütz), SWA LUS, Farm Anus, leg. MERXMÜLLER & GIESS 3152
A. epaleaceus	18	2818 CD (Warmbad), SWA WAR, Gaidip, leg. MERXMÜLLER & GIESS 32527
A. asteroides		
subsp. asteroides	16	3318 CD (Cape Town), SA CP, Bloubergstrand, leg. FRIEDRICH 300

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Sippe	2n	Herkunft
A.asteroides		
subsp. mollis	16	3419 CB (Caledon), SA CP, De Kelders, leg. FRIEDRICH 276
A. tenuifolius	16	3318 AA (Cape Town), SA CP, Langebaan, leg. AXELSON 158
A. flosculosus	16	2715 BD (Bogenfels), SWA LUS, Klinghardtgebirge, leg. MERXMÜLLER & GIESS 32072
A. flosculosus	16	2715 DD (Bogenfels), SWA LUS, Buchuberge, leg. MERXMÜLLER & GIESS 28293
A. tridactylus		
subsp. arenarius	16	2317 DD (Rehoboth), SWA REH, Bitterwasser, leg. VOLK 00565
subsp. arenarius	16	2416 DD (Maltahöhe), SWA MAL, Farm Grootplaats, leg. MERXMÜLLER & GIESS 28238
subsp. arenarius	16	2516 BB (Helmeringhausen), SWA MAL, Farm Grootfontein, leg. MERXMÜLLER & GIESS 28245
subsp. arenarius	16	2718 CB (Grünau), SWA WAR, Grünau, leg. MERXMÜLLER & GIESS 32514
subsp. arenarius	16	2818 BB (Warmbad), SWA WAR, Farm Middelpos, leg. GIESS 14473
subsp. arenarius	16	2818 DA (Warmbad), SWA WAR, Farm Auros, leg. GIESS 14501

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Sippe	2n	Herkunft
A. strigosus		
subsp. strigosus	16	3321 CA (Ladismith), SA CP, Ladismith Hill, leg. FRIEDRICH 426
subsp. strigosus	16	3322 BC (Oudtshoorn), SA CP, De Rust, leg. DAHLSTRAND 1448
subsp. strigosus	16	3322 CD (Oudtshoorn), SA CP, Oudtshoorn, leg. FRIEDRICH 188
subsp. strigosus	16	3325 DC (Port Elizabeth), SA CP, Uitenhage, leg. FRIEDRICH 55
subsp. strigosus	16	Bot. Garten Uppsala
subsp. pseudoscabridus	16	3324 AC (Graaff Reinet), SA CP, Aberdeen, leg. BAYLISS 6090
A. microglossus	12	3118 AD (Vanrhynsdorp), SA CP, Moedverloorrivier, leg. BREMER 252

Tabelle 4: Zählungen anderer Autoren.

Sippe	2n	Autor
A. "lychnitis"	16	SOLBRIG et al. (1964), "seed from Natal Botanical Garden"
A. "annuus"	16	JONES, unpubl., "Order Beds, Kew, 61.664"
A. strigosus		
"var. wildenovii"	16	JONES, unpubl., "Order Beds, Kew, 61.797"

Abb. 10: Mitotische (links) und meiotische Metaphasechromosomen (rechts) von a) A. nanus - b) A. epaleaceus (Meiose in der Metaphase II) - c) A. asteroides subsp. asteroides - d) A. asteroides subsp. mollis - e) A. tenuifolius (Mitose in der Prophase).

Für A m e l l u s sind damit bisher drei verschiedene Chromosomenzahlen bekannt, nämlich 2n = 18, 16 und 12. Polyploide wurden nicht beobachtet.

Zwei Arten (A. n a n u s und A. e p a l e a c e u s) besitzen 2n = 18 Chromosomen. Bei A. n a n u s (Abb. 10a) ist der Karyotyp weitgehend symmetrisch. Fast alle Chromosomen weisen eine mediane bis submediane Einschnürung auf. Lediglich das Satelliten-Chromosom fällt durch einen deutlich kürzeren Schenkel und dafür ausgeprägten Satelliten auf. Dieses Paar scheint, mit gewissen Abweichungen, für die ganze Gattung charakteristisch zu sein. Möglicherweise ist dieses Chromosomenpaar auch in der Meiose besonders gekennzeichnet; es fällt nämlich regelmäßig ein Bivalent auf, das früher als die übrigen auseinanderweicht und meist deutlich von diesen abgesetzt ist (Abb. 10 und 11).

Bei A. e p a l e a c e u s (Abb. 10b) sind die Längenunterschiede zwischen den einzelnen Chromosomen etwas deutlicher. Bei dem Satelliten-Chromosom ist der Satellit - im Gegensatz zu der bei A. n a n u s festgestellten Gestalt - etwas kürzer als der dazugehörige Schenkel. Fast alle übrigen Chromosomen, ein weiteres Paar ausgenommen, besitzen mediane Einschnürungen.

Fünf Arten, zwei davon mit je zwei Unterarten, weisen 2n = 16 Chromosomen auf. Es sind dies A. a s t e r o i d e s subsp. a s t e r o i d e s (Abb. 10c), A. a s t e r o i d e s subsp. m o l l i s (Abb. 10d), A. t e n u i f o l i u s (Abb. 10e), A. f l o s c u l o s u s (Abb. 11a), A. t r i d a c t y l u s subsp. a r e n a r i u s (Abb. 11b), A. s t r i g o s u s subsp. s t r i g o s u s (Abb. 11c) und A. s t r i g o s u s subsp. p s e u d o - s c a b r i d u s (Abb. 11d). Alle Sippen sind wieder durch ein deutliches Satelliten-Chromosom gekennzeichnet, das die bei A . n a n u s beschriebene Gestalt besitzt, also durch einen sehr kurzen Schenkel mit einem großen Satelliten ausgezeichnet ist. Die übrigen Chromosomen der Sippen mit 2n = 16 sind etwas stärker asymmetrisch als bei den vorigen Arten und zeigen gewisse Größenunterschiede, ohne daß nun extreme Differenzen festgestellt werden konnten.

A. m i c r o g l o s s u s (Abb. 11e) ist bisher als einzige Art mit der Zahl 2n = 12 bekannt. Auch hier findet sich wieder ein Paar Satelliten-Chromosomen. Allerdings ist hier der Satellit wieder kleiner als der zugehörige Schenkel, der überhaupt (entgegen den normalen, d.h. fast immer anzutreffenden Verhältnissen bei Satelliten-Chromosomen) den längeren Arm des Chromosoms bildet. Eine Asymmetrie des Karyotyps ist auch hier relativ deutlich ausgeprägt mit einem großen Paar mit medianer Einschnürung und kürzeren Chromosomen mit deutlich terminal verschobenem Centromer.

Abb. 11: Mitotische (links) und meiotische Metaphasechromosomen (rechts) von a) A. flosculosus - b) A. tridactylus subsp. arenarius - c) A. strigosus subsp. strigosus - d) A. strigosus subsp. pseudoscabridus - e) A. microglossus.

Für die Astereen existieren sowohl als Einzelzählungen wie auch als gruppenweise Behandlungen relativ zahlreiche Angaben über die Chromosomenzahlen (RAVEN et al. 1960, SOLBRIG et al. 1964, SOLBRIG 1967, SOLBRIG et al. 1969, ANDERSON et al. 1974, STUCKY & JACKSON 1975, GRAU 1977). Es lassen sich dabei folgende Haupttendenzen feststellen:

1. Es kann kaum mehr bezweifelt werden, daß die ursprüngliche Basiszahl x = 9 ist.
2. Absteigend dysploide Reihen treten ausschließlich in drei geographischen Zentren auf, allerdings in sehr unterschiedlicher Häufigkeit: einmal in Australien, dann in Südafrika und schließlich im südlichen Nordamerika mit sekundären Ausläufern nach Südamerika. In allen drei Fällen handelt es sich um Regionen mit ± stark ausgeprägten Trockengebieten.
3. In den absteigend dysploiden Reihen findet sich die Zahl x = 7 überraschend wenig, eine bisher immer noch ungeklärte Tatsache.

Der Zusammenhang zwischen Umweltbedingungen und Chromosomenzahl wurde ebenfalls häufiger diskutiert (GRANT 1958, EHRENDORFER 1964, SOLBRIG et al. 1964, SOLBRIG 1972, GRAU 1973, GRAU 1977). Bei Sippen in trockenen Gebieten hätte dann eine niedrigere Basiszahl eine herabgesetzte Rekombinationsrate zur Folge, was die Konservierung einer Anpassung erleichtert. Eine Verminderung der Basiszahl ist jedoch sicher keine zwingende Voraussetzung für ein Überleben in ariden Regionen, wie verschiedene Beispiele zeigen.

A m e l l u s paßt sich in alle diese Vorstellungen gut ein. Es fehlen bisher Sippen mit x = 7. Die Art mit der niedrigsten Chromosomenzahl (A. m i c r o g l o s s u s , 2n = 12) ist stark abgeleitet und besitzt einen Karyotyp, der auf stärkere Umbauten schließen läßt. So läßt sich z. B. das große Chromosom mit der medianen Einschnürung leicht durch Fusion aus zwei kürzeren, ± akrozentrischen Chromosomen entstanden denken, wie das in ähnlicher Weise z. B. bei C r e p i s (BABCOCK 1947) oder auch bei M y o s o t i s (GRAU 1964) und L i m o n i u m (ERBEN 1978) zu beobachten ist. Und schließlich zeigt die Gattung A m e l l u s typische Anpassungen an ihre trockenen Standorte. Entsprechende Veränderungen wie auch in anderen Trockengebieten sind also zu erwarten.

Auffällig ist aber, daß die beiden bisher bekannten Arten mit 2n = 18 (A. n a n u s , A. e p a l e a c e u s) morphologisch durchaus nicht dem primitiven Bereich der Gattung angehören. Sie

sind im Gegenteil, wenn auch in unterschiedlichem Ausmaß, stärker abgeleitet und bieten so ein gutes Beispiel für Heterobathmie (Mosaikevolution). Beiden Arten dürfte die vermutlich ursprüngliche Chromosomenzahl geblieben sein, während die Arten, die eine eher zurückhaltende Entwicklung durchgemacht haben (alle Sippen mit 2n = 16) den ersten absteigend dysploiden Schritt schon vollzogen haben. Zu dieser Gruppe - und nicht etwa zum stark abgeleiteten Bereich der Gattung - gehört interessanterweise auch die Art, die sich an den extremsten Wüstenstandorten behauptet (A. flosculosus).

Es lassen sich bei einer solchen Betrachtungsweise drei cytologische Gruppen feststellen, wobei betont sei, wie wichtig entsprechende Angaben vor allem zum stark abgeleiteten A. reductus wären:

1. Chromosomenzahl konservativ, Morphologie ± stark abgeleitet (A. nanus, A. epaleaceus).
2. Chromosomenzahl und Morphologie mäßig abgeleitet (A. asteroides, A. tenuifolius, A. flosculosus, A. tridactylus, A. strigosus).
3. Chromosomenzahl und Morphologie stark abgeleitet (A. microglossus).

Amellus stellt sich damit neben Felicia (GRAU 1973) als zweite Astereen-Gattung mit starker dysploider Ableitung in Afrika vor.

GATTUNGSGLIEDERUNG

Die Frage, ob es sinnvoll ist, eine der Artenzahl nach kleine Gattung in Sektionen zu gliedern, wurde schon bei der Betrachtung der historischen Zusammenhänge diskutiert. Wenn auch auf die Unterteilung in Sektionen verzichtet wird, ergeben sich doch natürliche Artengruppen.

Um die Ähnlichkeit der Arten untereinander möglichst objektiv festzustellen, wurden alle Sippen in fünfzig verschiedenen Merkmalen aus dem vegetativen und dem generativen Bereich verglichen. Als Maß der Ähnlichkeit gilt dann die Zahl der Übereinstimmungen zwischen den einzelnen Sippen, die aus Tabelle 5 ersichtlich ist.

Berücksichtigt wurden folgende Merkmale: Lebensdauer; Wuchsform; Farbe der getrockneten Pflanzen; Blätter: Stellung, Form, Rand; Behaarung: anliegend-abstehend, Haartypen; Pedunkeln: Verdickung; sekundäre Hochblatthülle; Involucrum: Form, Durchmesser, Zahl der Reihen; Hüllschuppen: Form, Größe, Hautrand; Köpfchenboden: Form, Durchmesser; Spreuschuppen: Größe, Form; Zungenblüten: Anzahl, Farbe, Reduktionsverhältnisse, Länge, Breite, Längen-Breiten-Index; Röhrenblüten: Form, Länge, Geschlechterverteilung, Borstenhaare auf den Kronzipfeln; Antheren: Länge der Theken; Griffel: Form des Anhängsels; Pappus: Symmetrie; Pappusborsten: Anzahl, Länge, Ausbildung der Spitze; Pappusschuppen: Länge, Form; Achänen: Länge, Breite, Längen-Breiten-Index, Randwulst, Epidermis, U-Zellen, unterschiedliche Behaarungsdichte bei Zungen- und Röhrenblüten; Achänenhaare: Länge, Form, Ausbildung der Spitze, Borstenhaare; Ausbreitungsverhalten.

Einzelheiten zu den Merkmalen sind den Artbeschreibungen im systematischen Teil bzw. den entsprechenden Abschnitten im Kapitel "Morphologie" zu entnehmen. Ein wesentliches Merkmal, die Chromosomenzahl, konnte nicht aufgenommen werden, da nicht für alle Sippen Daten vorliegen.

Optisch verdeutlicht werden die Zusammenhänge durch ein Ähnlichkeits-Polygon (Abb.12). Hier wird das Maß an Übereinstimmungen jeweils durch die Breite der Verbindungslinien zwischen den einzelnen Sippen ausgedrückt. Zwei Komplexe treten nun klar hervor: einerseits die Sippen um A. alternifolius und A. asteroides, zum anderen A. tridactylus und A. strigosus.

Der erste Komplex, die asteroides - Gruppe, umfaßt vor allem drei nahestehende Arten (A. alternifolius, A.

Tabelle 5: Übereinstimmungen basierend auf 50 ausgewerteten Merkmalen.

	capensis	ast. ast.	ast. mollis	tenuifolius	alt. ang.	alt. alt.	flosculosus	coilopodius	trid. oliv.	trid. trid.	trid. aren.	strig. strig.	strig. ps.	strig. sc.	reductus	microgl.	nanus	epaleaceus
A. capensis	50																	
A. asteroides subsp. asteroides	33	50																
A. asteroides subsp. mollis	32	49	50															
A. tenuifolius	30	44	43	50														
A. alternifolius subsp. angustissimus	28	40	41	43	50													
A. alternifolius subsp. alternifolius	28	39	40	43	44	50												
A. flosculosus	27	33	34	35	35	36	50											
A. coilopodius	17	27	25	30	31	32	24	50										
A. tridactylus subsp. olivaceus	12	24	23	25	28	27	24	36	50									
A. tridactylus subsp. tridactylus	17	26	27	29	32	31	28	32	44	50								
A. tridactylus subsp. arenarius	13	22	23	25	28	27	25	31	44	46	50							
A. strigosus subsp. strigosus	11	18	20	21	24	23	21	29	43	40	40	50						
A. strigosus subsp. pseudoscabridus	13	20	19	21	23	22	22	33	41	38	38	46	50					
A. strigosus subsp. scabridus	12	20	19	21	21	21	21	31	39	36	36	44	48	50				
A. reductus	14	18	19	20	21	20	20	22	25	26	27	30	32	34	50			
A. microglossus	15	20	21	16	19	15	17	15	20	21	24	18	19	20	31	50		
A. nanus	11	21	20	21	22	19	18	27	27	26	27	32	34	33	29	20	50	
A. epaleaceus	16	28	29	30	32	30	26	24	28	30	27	26	22	22	18	24	32	50

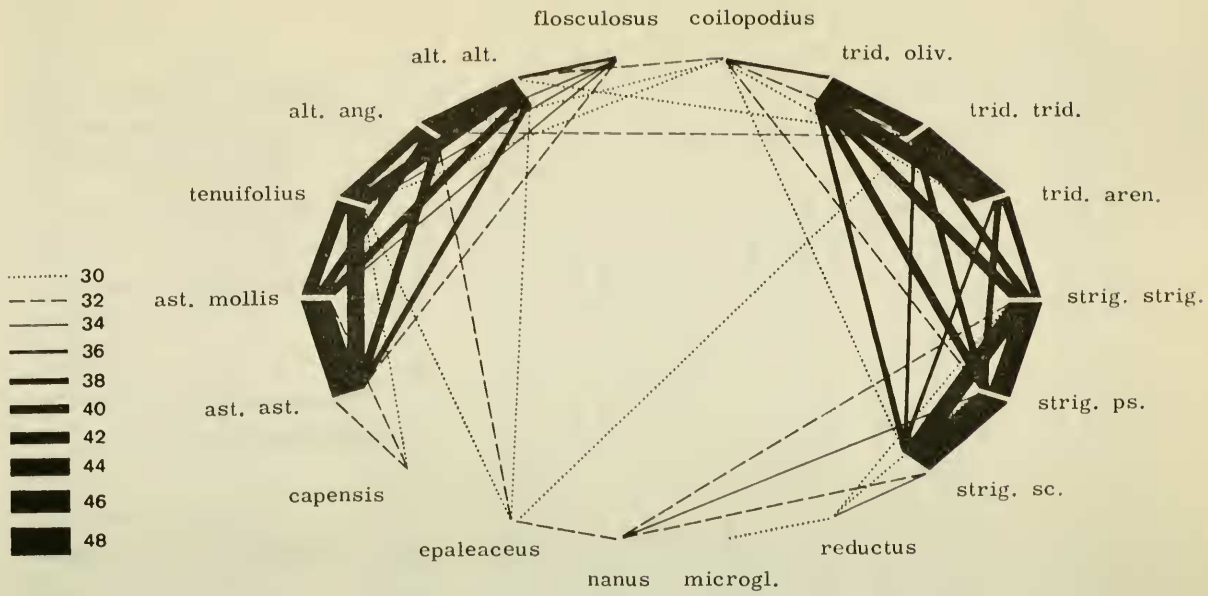


Abb. 12: Ähnlichkeits-Polygon für Amellus basierend auf 50 ausgewerteten Merkmalen. Die Breite der Verbindungslinien entspricht der Anzahl der Übereinstimmungen; Werte unter 30 wurden weggelassen. Zugrundeliegende Zahlen und Abkürzungen siehe Tabelle 5.

tenuifolius und A. asteroides), von denen zwei aus je zwei Unterarten bestehen. A. capensis und A. flosculosus sind wesentlich lockerer assoziiert, schließen sich aber deutlich zu beiden Seiten an.

Der zweite Komplex besteht aus A. strigosus und A. tridactylus mit je drei Unterarten, die alle eng miteinander verknüpft sind (strigosus - Gruppe). A. coilopodius könnte fast noch dazu gerechnet werden, doch weist diese Art auch Beziehungen zu einigen Sippen der asteroides - Gruppe auf und nimmt damit eine vermittelnde Stellung zwischen den beiden Hauptgruppen ein.

Die übrigen, abgeleiteten Arten - A. reductus, A. microglossus, A. nanus und A. epaleaceus - stehen etwas stärker isoliert und zeigen nur eine lockere Verbindung untereinander und zu anderen Artengruppen.

Es ist zu beachten, daß die beschriebene Methode primär eine Aussage über die Ähnlichkeit einzelner Sippen bringt. Aussagen zur Verwandtschaft sind daher immer nur Rückschlüsse. Auch konvergente Entwicklungen können zu einer großen Zahl von Übereinstimmungen führen und eine engere Verwandtschaft vortäuschen als tatsächlich besteht. Dies ist möglicherweise der Fall bei A. nanus und A. epaleaceus, den beiden Arten, die von den isolierter stehenden Sippen nach dem Diagramm die größte Ähnlichkeit aufweisen. Ein großer Prozentsatz der Übereinstimmungen ist hier auf die gleiche Form von Synaptospermie und alle damit verknüpften Eigenschaften zurückzuführen, ohne daß die beiden Arten deshalb notwendigerweise vom gleichen Bereich der Gattung herzuleiten sind. Dies ergibt sich auch aus den deutlichen Beziehungen, die A. epaleaceus zu den Sippen der asteroides - Gruppe aufweist, während andererseits A. nanus mit dieser Gruppe die wenigsten, mit der strigosus - Gruppe dagegen die meisten Gemeinsamkeiten zeigt.

Um nicht nur allgemein von "stark abgeleiteten", "mäßig abgeleiteten" oder "relativ ursprünglichen" Arten sprechen zu müssen, wurde nach einer Methode gesucht, das Evolutionsniveau der einzelnen Sippen weitgehend objektiv darzustellen (Abb. 13). Da die Arten und Artengruppen der Gattung ziemlich eigenständige Entwicklungen durchgemacht haben, läßt sich ihre Organisationshöhe nur als Summe der Ableitungen in einzelnen, unabhängig voneinander und unterschiedlich weit entwickelten Merkmalen fassen. Es wurden daher eine Reihe von Merkmalen ausgewählt, deren unterschiedliche Ausprägung und Entwicklungstendenzen im Abschnitt "Morphologie und Anatomie" untersucht werden, und für die einzelnen Sippen verglichen. Nach anfänglichem Zögern habe ich die verschiedenen Merkmale nach einem

Punktesystem unterschiedlich bewertet. Auf diese Weise lassen sich Abstufungen und damit Entwicklungsreihen besser ausdrücken, außerdem werden wichtige, d.h. eindeutig zu beurteilende Merkmale stärker betont. Die Untersuchung wurde nicht nur für Arten, sondern auch für Unterarten durchgeführt, um auch über die Entwicklungsstufen innerhalb einer Art Information zu erhalten.

Im einzelnen wurden folgende Eigenschaften berücksichtigt und für jede Sippe je nach Ableitungsgrad bewertet mit Punkten zwischen 0 und einer unterschiedlichen Höchstzahl (jeweils in Klammern angegeben): Lebensdauer (3), Wuchsform (3), Blattstellung (3), Blattform (2), Rosette unterhalb der Köpfchen (2), lang gestielte Drüsen (1), Verdickung der Pedunkeln (2), sekundäre Hochblatthülle (3), Zahl der Hüllschuppenreihen (2), Form (1) und Beschaffenheit (1) des Köpfchenbodens, Länge der Spreuschuppen (5), Anordnung im Köpfchen (2), Länge (5) und Farbe (2) der Zungenblüten, Länge (3) und Fertilität (2) der Röhrenblüten, Quotient Kronröhrenlänge : Achänenlänge (2), Form des Griffelanhängsels (2), Länge der Theken (4), Länge (6) und Anzahl (4) der Pappusborsten, Spitze der Pappusborsten (2), Zygomorphie des Pappus (4), Pappus Röhrenblüten / Pappus Zungenblüten (1), Größe der Achänen (3), Reduktion der U-Zellen (2), Achänenbehaarung Röhrenblüten / Zungenblüten (2), Länge (2) und Form der Spitze (6) der Achänenhaare, Ausbreitungsverhalten (3).

Nach dieser Einteilung und Abstufung stehen für jede Sippe maximal 85 Punkte zur Verfügung. Die erreichten Werte liegen zwischen 10 für beide Unterarten von A. alternifolius und 63 für A. microglossus. Für die asteroides - Gruppe ergibt sich eine kontinuierliche Abfolge von 10 (A. alternifolius) über 13 (A. flosculosus bzw. A. tenuifolius) und 17 (beide Unterarten von A. asteroides) bis zum Maximum von 26 Punkten (A. capensis).

Die übrigen Sippen finden sich alle ab dem mittleren Ableitungsbereich (etwa ab 20 Punkte). Es fällt auf, daß im engen Komplex der strigosus - Gruppe die einzelnen Unterarten durchaus faßbare Differenzen in der Entwicklungshöhe aufweisen (20 - 22 - 26 bei A. tridactylus bzw. 26 - 27 - 31 bei A. strigosus), während sie nach Tabelle 5 bzw. Abb. 12 sehr große Übereinstimmungen zeigen. In der asteroides - Gruppe liegen die Verhältnisse anders; hier zeigen Unterarten derselben Art jeweils das gleiche Entwicklungsniveau und unterscheiden sich in anderen Eigenschaften.

A. epaleaceus mit 35 und A. nanus mit 38 Punkten sind schon deutlich abgeleitet. Die höchsten Werte werden von A. reductus mit 52 und A. microglossus mit 63 Punkten erreicht.

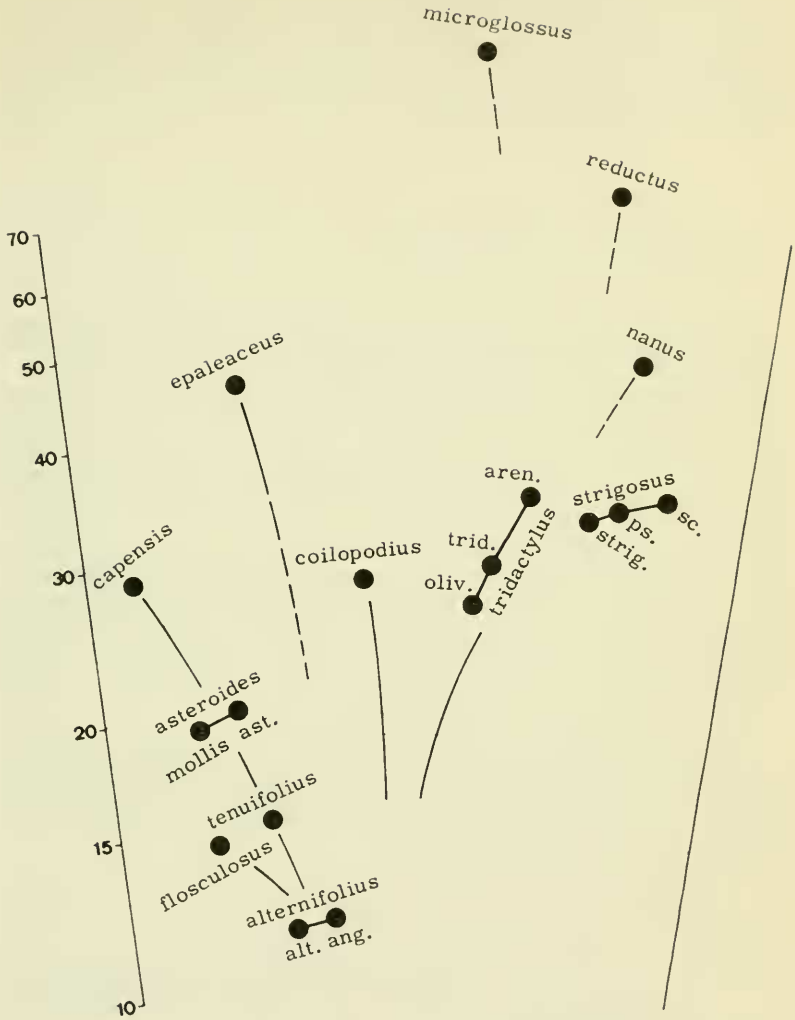


Abb. 13: Schematische Darstellung der relativen Entwicklungshöhe der einzelnen Sippen. Der Bewertungsmaßstab ist dem Text, Abkürzungen der Tabelle 5 zu entnehmen. Die Skala wurde logarithmisch unterteilt.

Vorbehalte gegen die Methode sind sicher angebracht. Die Liste der Merkmale ließe sich verlängern, die Wertung im Einzelfall ist zwangsläufig subjektiv, außerdem fehlt ein in diesem Zusammenhang wichtiges Kriterium, die Chromosomenzahl. Nachdem aber nur Merkmale verwendet wurden, die innerhalb der Gattung variieren, gibt diese Darstellungsweise doch ein Bild der relativen Entwicklungshöhe der einzelnen Arten.

GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG

Das Gesamtareal von A m e l l u s (Karte 16 im systematischen Teil) zeigt eine Gattung, die auf das südliche Afrika beschränkt ist und hauptsächlich in der Republik Südafrika vorkommt mit Ausstrahlungen nach Norden bis Südwestafrika und Botswana sowie nach Osten bis Lesotho. A m e l l u s ist keineswegs auf das Gebiet der eigentlichen Kapflora beschränkt. Die Areale der einzelnen Sippen (Karten 1-15 im systematischen Teil) lassen eine Differenzierung der Gattung feststellen einerseits in Arten, die reine Bestandteile der Kapflora sind (A. a s t e r o i d e s , A. c a p e n s i s) oder zumindest ihr Hauptverbreitungsgebiet in diesem Bereich aufweisen (A. t e n u i f o l i u s , A. s t r i g o s u s) und andererseits in Arten, die das Gebiet der Kapflora strikt meiden (A. f l o s - c u l o s u s , A. c o i l o p o d i u s , A. t r i d a c t y l u s , A. r e d u c t u s , A. n a n u s , A. e p a l e a c e u s). Selten sind Sippen wie A. m i c r o g l o s s u s , die sowohl im Gebiet der Kapflora als auch außerhalb davon auftreten.

Die wesentlichen Vorstellungen über die Verbreitungstypen im südlichen Afrika gehen auf WEIMARCK (1941) und davon modifiziert auf NORDENSTAM (1969) zurück. Zur Diskussion der Verbreitung der einzelnen A m e l l u s - Arten bietet sich hauptsächlich die Gliederung von NORDENSTAM an.

Die Sippen von A m e l l u s verteilen sich danach wie folgt auf die phytogeographischen Zentren Südafrikas:

> A. c a p e n s i s ist auf das "Caledon Centre" (NORDENSTAM) konzentriert mit Ausstrahlungen nach Westen und Osten entlang der Küste.
> A. a s t e r o i d e s zeigt ebenfalls Beziehungen zum "Caledon Centre" - die subsp. m o l l i s hat hier ihren Verbreitungsschwerpunkt - eine Verlagerung nach Westen wird aber besonders bei der subsp. a s t e r o i d e s deutlich.

A. tenuifolius strahlt zwar noch in das "Caledon Centre" aus, das Häufigkeitszentrum liegt jedoch westlich davon. Hier treffen eher die Vorstellungen WEIMARCKs zu, der ein "South-Western Centre" unterscheidet und hiervon das Gebiet der "Malmesbury flats" abtrennt. Für die lockere Ausstrahlung der Sippe nach Norden finden sich Parallelen bei Relhania biennis (BREMER 1976) und Felicia dubia (GRAU 1973).
A. alternifolius reicht vom "Gariep Centre" (NORDENSTAM) im Norden bis zum "Vanrhynsdorp Centre" (NORDENSTAM) im Süden. Das Hauptverbreitungsgebiet liegt in den Kamiesbergen ("Kamiesberg Subcentre"nach WEIMARCK). Die beiden Unterarten zeigen gewisse geographische Differenzierungen: die subsp. alternifolius hat ihren Schwerpunkt im Norden, die subsp. angustissimus im Süden des Artareals. Beide Sippen wie auch die vorstehende Art weisen eine deutliche Verbreitungslücke im mittleren Teil des Areals auf und sind damit Beispiele für das "North-Western Interval" nach WEIMARCK.
A. flosculosus ist eine Art des "Gariep Centre" mit Ausstrahlungen nach Nordwesten.
A. coilopodius schließt sich südlich an das "Gariep Centre" an.
A. tridactylus erstreckt sich fast über das gesamte Gattungsareal mit Ausnahme des südlichen Teils und des äußersten Westens. Mit den einzelnen Unterarten bildet die Art verschiedene geographisch signifikante Teilareale. Die subsp. arenarius ist stärker nördlich orientiert, die subsp. olivaceus konzentriert sich auf den Südwesten ("Western Upper Karroo Centre" nach NORDENSTAM bzw. "Hantam-Roggeveld Subcentre" nach WEIMARCK), während die Typusunterart im östlichen Arealteil anzutreffen ist ("Sneeuwbergen Centre" nach NORDENSTAM mit nördlichen Ausstrahlungen).
A. strigosus ergänzt das Areal nach Süden, ist demnach ein typisches Kapelement. Auch hier zeigt sich wieder eine geographische Differenzierung der Unterarten. Die subsp. strigosus umfaßt praktisch das gesamte Areal der Art mit Schwerpunkten im "Little Karroo Centre" (NORDENSTAM) und im "Albany Centre" (NORDENSTAM). Die subsp. scabridus schließt sich im Westen ("Lange Berg Centre" nach WEIMARCK), die subsp. pseudoscabridus im Osten an ("Albany Centre").
A. reductus ist ein Endemit des westlichen Kalahari-Gebiets; die lückenhaften Angaben umgrenzen das Areal sicherlich noch unzureichend.

A. microglossus besitzt seinen Schwerpunkt im "Vanrhynsdorp Centre". Lockere Ausstrahlungen erreichen im Norden das "Gariep Centre", im Südosten das "Little Karroo Centre".
A. nanus ist ganz auf das "Gariep Centre" beschränkt und damit der typischste Vertreter des "Gariep-Elements" (NORDENSTAM 1966) in der Gattung.
A. epaleaceus schließlich hat seinen Verbreitungsschwerpunkt ebenfalls im "Gariep Centre", zeigt jedoch lockere Ausstrahlungen nach Osten.

Aussagen zu den ökologischen Ansprüchen der einzelnen Sippen müssen hier dürftig sein und stützen sich lediglich auf die Angaben der Sammler. An die Küste gebunden sind A. capensis und beide Unterarten von A. asteroides. Landeinwärts schließt sich A. tenuifolius direkt an. Höhere Lagen (belegt bis in 1200 m) werden bevorzugt von A. alternifolius. A. flosculosus ist praktisch nur von den Hängen der mittelhohen Wüstenberge bekannt. Bei den übrigen Sippen handelt es sich um weniger differenzierte Halbwüstenpflanzen (Sammlerangabe meist lediglich "in sand"); nur A. strigosus, besonders die subsp. pseudoscabridus, scheint etwas mehr Feuchtigkeit ertragen können.

Einen Überblick über die Zentrierung der Sippen gibt Abb. 14. Eine Darstellung der Isoporien sollte eigentlich von den tatsächlichen Artarealen ausgehen. Die Angaben zu Amellus sind jedoch zum Teil sehr lückenhaft (z.B. A. reductus), weshalb hier ein großzügiges Raster auf der Basis des gegebenen Gitternetzes der Längen- und Breitengrade verwendet wurde. Um die Häufungszentren besser herauszuheben, wurde nur jeder zweite Längen- bzw. Breitengrad berücksichtigt. Der Fehler, der durch die unterschiedliche Kantenlänge der Rasterfelder entsteht, kann hier vernachlässigt werden. Arten und Unterarten wurden gleich behandelt, also achtzehn Sippen erfaßt. Es wurden für jedes Rasterfeld die Anzahl der vorkommenden Sippen festgestellt und Gebiete gleicher Sippenzahl gekennzeichnet. Verbreitungslücken (vergl. Gattungsareal, Karte 16 im systematischen Teil) wurden nicht berücksichtigt.

Als Ergebnis zeigen sich zwei deutliche Schwerpunkte: im Gebiet um den unteren Oranje mit dem nördlichen Namaqualand kommen neun Sippen vor, das zweite Zentrum nördlich des eigentlichen Kapgebietes umfaßt sieben Sippen. Zwischen beiden Zentren treten noch vier Sippen auf, während nach Norden und Osten eine kontinuierliche Abnahme der Sippenzahl eintritt.

Die üblichen Verhältnisse im Bereich der Kapflora würden auch hier nahelegen, daß das kapnahe Zentrum als Ursprungsgebiet und das Oranje-Zentrum als sekundäre Entfaltung anzusehen ist.

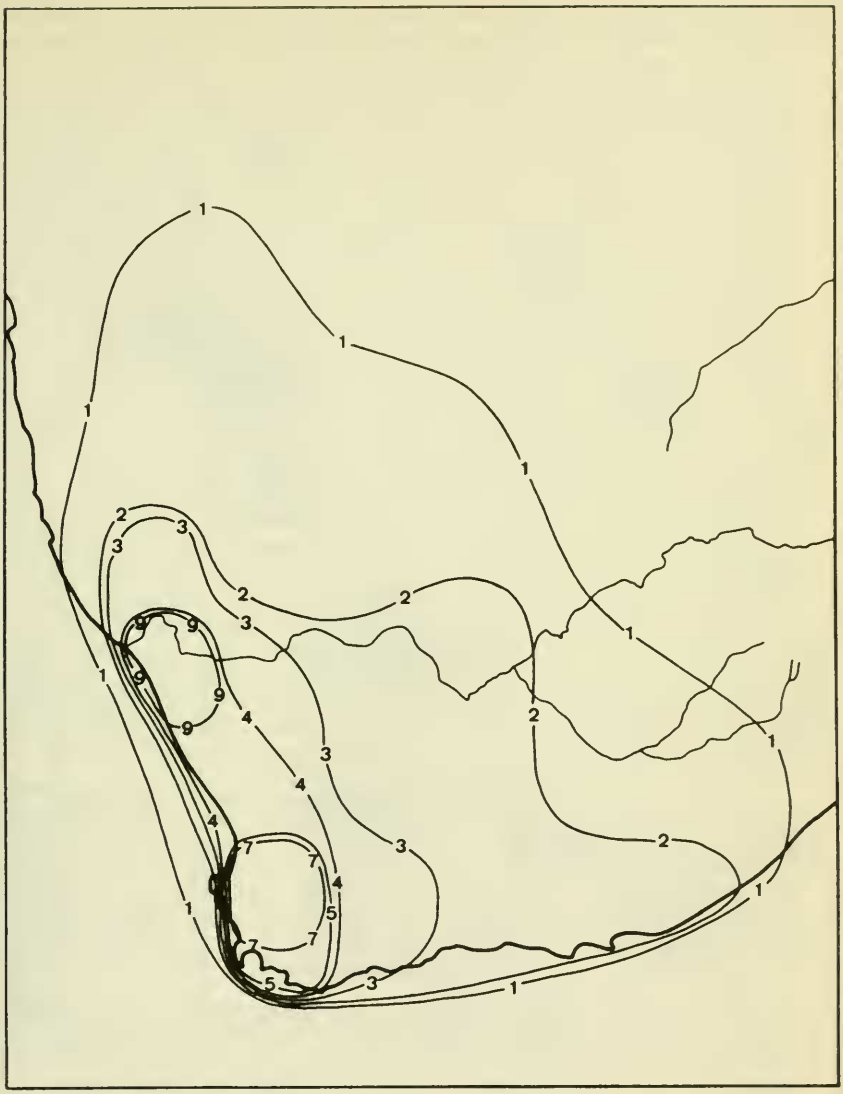


Abb. 14: Isoporien (Linien gleicher Sippenzahl) bei Amellus.

Bei Amellus scheinen die Dinge anders zu liegen, wie z. B. die Abnahme der Pappusborstenlänge vom Gebiet des unteren Oranje aus nach allen Richtungen vermuten läßt. Um Klarheit über Mannigfaltigkeitszentren zu erhalten und daraus vielleicht Schlüsse über das Entstehungsgebiet und die Ausbreitungsrichtung der Gattung ziehen zu können, wurde das Verhältnis von Merkmalsvielfalt und Sippen pro Flächeneinheit festgestellt (Abb. 15). Grundlage ist wieder das Gitternetz der Längen- und Breitengrade, die Quadranten wurden jedoch weiter unterteilt. Zunächst wurde für jede Rastereinheit die Zahl der vorkommenden Sippen (Arten und Unterarten) ermittelt. Dann wurden 28 Merkmale ausgewählt, die in der Gattung möglichst verschiedene Ausprägung zeigen. Folgende Eigenschaften (Zahl der unterschiedenen Kategorien in Klammern) wurden erfaßt: Lebensdauer (2); Wuchsform (4); Blattform (3); Verdickung der Pedunkeln (3); Pedunkellänge - sekundäre Hochblatthülle (5); Involucrum: Durchmesser (4), Zahl der Reihen (3), Hüllschuppenrand (4); Spreuschuppenlänge (5); Zungenblüten: Anzahl (4), Farbe (4), Länge (5), Breite (5), Längen-Breiten-Index (4); Röhrenblüten: Länge (3), Geschlechterverteilung (2); Thekenlänge (4); Form des Griffelanhängsels (3); Pappus: Zahl (3) und Länge (5) der Borsten, Borstenspitze (2); Achänen: Länge (3), Längen-Breiten-Index (4), Randwulst (3), Epidermis (3), Behaarungsunterschiede (3), Form der Achänenhaare (5); Ausbreitungsverhalten (4). Das Spektrum umfaßt nach dieser Aufstellung für die Gattung 102 verschiedene Merkmalsabstufungen der 28 Merkmale. Durch Vergleich der Sippen wurde dann festgestellt, wie viele dieser möglichen Merkmalsabstufungen in jeder Rastereinheit auftreten. Diese Zahl muß umso höher sein, je mehr Sippen gleichzeitig vorkommen und je mehr sie sich unterscheiden. Das auftretende Maximum liegt bei 63. Nun wurde in Quadranten mit mehr als einer Sippe von der ermittelten Zahl der Grundwert 28 subtrahiert und das Ergebnis durch die Zahl der Sippen dividiert. Die Höhe des erhaltenen Quotienten liefert dann direkt ein Maß für die Vielgestaltigkeit der Gattung im entsprechenden Gebiet.

Als primäres Mannigfaltigkeitszentrum für Amellus erweist sich nun eindeutig das Gebiet um den unteren Oranje und das nördliche Namaqualand. Ein zweites, untergeordnetes Zentrum liegt um Vanrhynsdorp, während im eigentlichen Kapgebiet eine relativ geringe Merkmalsvielfalt festzustellen ist. Die asteroides-Gruppe, die hier im wesentlichen die Gattung repräsentiert, zeigt eine kontinuierliche Abwandlung verschiedener Merkmale; erst A. capensis zeigt Ansätze zu neuen Entwicklungen auf der Basis des gegebenen Merkmalskomplexes.

Geht man davon aus, daß das Mannigfaltigkeitszentrum einer Gattung mit ihrem Entstehungsgebiet gleichgesetzt werden kann, so ist das Kapgebiet als Ursprungszentrum für Amellus auszuschließen. Als Ausgangsgebiet der Gattung muß vielmehr das nördliche Namaqualand angenommen werden. Amellus wäre damit ein weiteres Beispiel für die Bedeutung des "Gariep Centre" (NORDENSTAM 1966) für die Flora des südlichen Afrikas. Auch das zweite Zentrum um Vanrhynsdorp deckt sich gut mit den Vorstellungen NORDENSTAMs (1969). Hier läßt sich der Ansatz zur Entwicklung der strigosus-Gruppe denken.

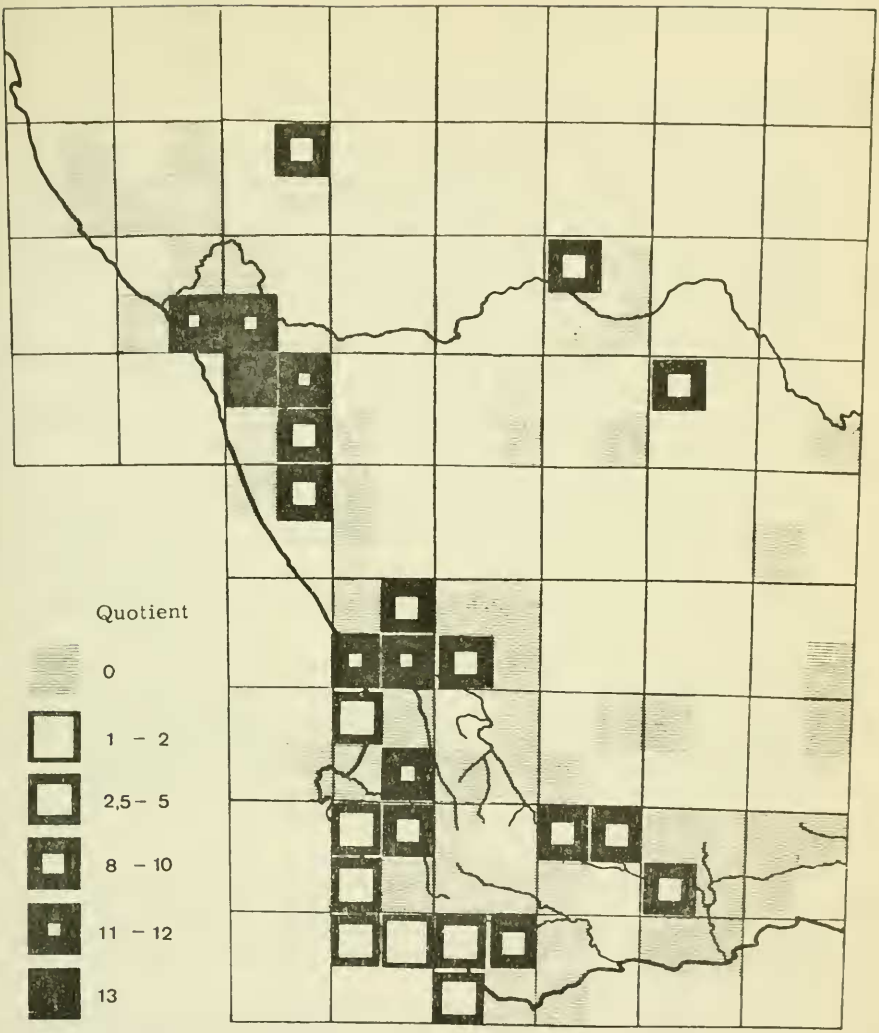


Abb. 15: Hauptverbreitungsgebiet der Gattung mit Mannigfaltigkeitszentren, ausgedrückt durch das Verhältnis von Merkmalsvielfalt zu Sippenzahl pro Flächeneinheit. Weitere Erklärung im Text.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Gattung Amellus setzt sich aus 18 Sippen mit 12 Arten zusammen.

Sie ist auf Südafrika beschränkt und bildet eine von den restlichen Astereae des Gebietes etwas stärker isolierte natürliche Einheit. Sie wird charakterisiert durch ihre hellen Achänen mit reduzierter Samentesta sowie die deutlich ausgebildeten Ölkörper der Röhrenblüten. Zusätzlich, allerdings mit Ausnahmen, sind Spreuschuppen und ein fünfzähliger, aus Schuppen und Borsten zusammengesetzter Pappus kennzeichnend.

Eine Unterteilung der Gattung in Sektionen ist nicht sinnvoll; es zeigt sich jedoch, daß zwei jeweils enger verwandte Gruppen existieren, (strigosus-Gruppe und asteroides-Gruppe) zwischen denen eine Art (A. coilopodius) vermittelt. Vier weitere, stärker abgeleitete Arten stehen isoliert.

Wichtige morphologische und anatomische Merkmale werden vergleichend diskutiert und ihre Entwicklungstendenzen deutlich gemacht: Mosaikevolution ist für Amellus kennzeichnend.

Ein Vergleich der relativen Entwicklungshöhe der einzelnen Sippen zeigt, daß A. microglossus in der Gattung am stärksten abgeleitet ist.

Die Chromosomenzahlen von zehn der achtzehn Sippen (d.h. von acht der zwölf Arten) konnten festgestellt werden. Es zeigte sich, daß auch hier die Basiszahl x = 9 (bei zwei Sippen) zugrunde liegt. Weiter verbreitet (bei sieben Sippen), aber sicherlich abgeleitet, ist die sekundäre Basis x = 8. Einen Endpunkt hinsichtlich der Reduktion der Chromosomenzahl stellt A. microglossus mit x = 6 dar. Charakteristisch ist das bisherige Fehlen von Arten mit x = 7. Polyploidie wurde nicht beobachtet.

Die Verbreitung der Arten wird diskutiert und durch Verbreitungskarten erläutert. Als Ausgangsgebiet der Gattung kann die südlich des Oranje liegende pflanzengeographische Subregion ("Gariep Centre") angenommen werden. Ein deutlich sekundäres Zentrum findet sich im Gebiet um Van Rhynsdorp.

Im speziellen Teil (ROMMEL 1977) werden alle Sippen beschrieben, sowohl nach Makro- als auch nach Mikromerkmalen geschlüsselt und im Habitus und den wichtigen Details abgebildet.

Neubeschreibungen sind: A. reductus Rommel, A. asteroides (L.) Druce subsp. mollis Rommel, A. strigosus (Thunb.) Less. subsp. pseudoscabridus Rommel, A. tridactylus DC. subsp. olivaceus Rommel.

LITERATURVERZEICHNIS

ACOCKS, J. P. H., 1953: Veld Types of South Africa. Bot. Surv. S. Afr. Mem. 28.

ADANSON, M., 1763: Familles des Plantes 2. Paris.

AITON, W., 1813: Hortus Kewensis ed. 2, 5. London.

ANDERSON, L. C., D. W. KYHOS, T. MOSQUIN, A. M. POWELL & P. H. RAVEN, 1974: Chromosome numbers in Compositae. IX. Haplopappus and other Astereae. Amer. J. Bot. 61: 665-671.

ARIZA ESPINAR, L., 1973: Las Especies de Baccharis (Compositae) de Argentina Central. Bol. Acad. Nac. Ci. 50: 177-305.

BAAGØE, J., 1977: Microcharacters in the ligules of the Compositae. In HEYWOOD, HARBORNE & TURNER (eds.): The Biology and Chemistry of the Compositae 1, pp. 119-139. London, New York, San Francisco.

BABCOCK, E. B., 1947: The Genus Crepis I, II. Univ. Calif. Publ. Bot. 21.

BENTHAM, G. & J. D. HOOKER, 1873: Genera plantarum 2 (1). London.

BERGIUS, P. J., 1767: Descriptiones plantarum ex Capitae Bonae Spei. Stockholmiae.

BOLUS, H. & A. WOLLEY DOD, 1903: Flowering Plants and Ferns of the Cape Peninsula. Trans. S. Afr. Phil. Soc. 14: 207-373.

BREMER, K., 1976: The genus Relhania (Compositae). Opera Bot. 40.

BREYNE, J., 1739: Prodromi fasciculi rariorum plantarum primus et secundus, accedunt icones rariorum et exoticarum plantarum. Gedani.

BROWNE, P., 1756: The Civil and Natural History of Jamaica (2). London.

BURMAN, N. L., 1768: Prodromus florae capensis. Lugduni Batavorum, Amsteldami.

BURTT, B. L., 1959: Compositae and the Study of Functional Evolution. Trans. & Proc. Bot. Soc. Edinburgh 39: 216-232.

CARLQUIST, S., 1976: Tribal Interrelationship and Phylogeny of the Asteraceae. Aliso 8: 465-492.

CASSINI, H., 1816: Amellus. Dict. Sci. Nat. 2, Suppl.: 11.

-- 1817 a: Asterées. Dict. Sci. Nat. 3, Suppl.: 64-66.

-- 1817 b: Balbisia. Dict. Sci. Nat. 3, Suppl.: 169.

-- 1817 c: Chiliotrichum. Dict. Sci. Nat. 8: 576-577.

-- 1823 a: Liabon, Liabum. Dict. Sci. Nat. 26: 203-211.

-- 1823 b: Melanthera. Dict. Sci. Nat. 29: 483-497.

-- 1825: Paquerolle. Dict. Sci. Nat. 37: 454-495.

COMPTON, R. H., 1931: The Flora of the Whitehill District. Trans. Roy. Soc. South Africa 19: 269-329.

CRONQUIST, A., 1955: Phylogeny and Taxonomy of the Compositae. Amer. Midl. Naturalist 53: 478-511.

-- 1968: The Evolution and Classification of Flowering Plants. London, Edinburgh.

-- 1977: The Compositae revisited. Brittonia 29: 137-153.

D'ARCY, W. G., 1975: New names and species of neotropical plants: Compositae. Phytologia 30: 7-8.

DE CANDOLLE, A. P., 1836: Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis 5. Parisiis.

DE KOCK, W. J. (ed.), 1968: Dictionary of South African Biography 1. Cape Town.

DINTER, K., 1917: Index der aus Deutsch-Südwestafrika bis zum Jahre 1917 bekannt gewordenen Pflanzenarten. Feddes Repert. 15: 77-92.

DREGE, J. F., 1843: Zwei pflanzengeographische Dokumente. Flora 2, Beigabe: 1-230.

-- 1846: Standörter-Verzeichnis der von C. L. Zeyher in Südafrika gesammelten Pflanzen. Linnaea 19: 583-680.

DRUCE, G. C., 1914: Supplement to botanical exchange club report for 1913. Part. 1. Notes on nomenclature. Bot. Exch. Club Soc. Brit. Isles 3: 405-426.

DYER, R. A., 1939: The Vegetation of the Divisions of Albany and Bathurst. Bot. Surv. S. Afr. Mem. 17.

-- 1975: The Genera of South African Flowering Plants 1. Pretoria.

EHRENDORFER, F., 1964: Cytologie, Taxonomie und Evolution bei Samenpflanzen. In TURRILL (ed.): Vistas in Botany 4. Oxford, Lon don, New York, Paris.

ERBEN, M., 1978: Die Gattung Limonium im südwestmediterranen Raum. Mitt. Bot. München 14: 361-631.

FAUST, W. Z. & S. B. JONES jr., 1973: The Systematic Value of Trichome Complements in a North American Group of Vernonia (Compositae). Rhodora 75: 517-528.

FISCHER, H., 1890: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Diss. Breslau.

FORSTER, G., 1787: Fasciculus Plantarum Magellanicarum. Commentat. Soc. Regiae Sci. Gott. 9.

GAERTNER, J., 1791: De fructibus et seminibus plantarum 2. Tubingae.

GATERAU, -, 1789: Description des plantes qui croissent aux environs de Montauban. Montauban.

GRANT, V., 1958: The regulation of recombination in plants. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 23: 337-363.

GRAU, J., 1964: Die Zytotaxonomie der Myosotis alpestris - und der Myosotis silvatica - Gruppe in Europa. Diss. München.

-- 1970: Die Gattung Polyarrhena Cass. (Asteraceae - Asterinae). Mitt. Bot. München 7: 347-368.

-- 1971: On the generic delimitation of some South-African Astereae. Mitt. Bot. München 10: 275-279.

-- 1973: Revision der Gattung Felicia (Asteraceae). Mitt. Bot. München 9: 195-705.

-- 1975: Podocoma und Vittadinia - zwei vermeintlich bikontinentale Gattungen. Mitt. Bot. München 12: 181-194.

-- 1977: Astereae - systematic review. In HEYWOOD, HARBORNE & TURNER (eds.): The Biology and Chemistry of the Compositae 1, pp. 539-565. London, New York, San Francisco.

GREUTER, W., 1973: Monographie der Gattung Ptilostemon (Compositae). Boissiera 22: 1-215.

HANAUSEK, T. F., 1910: Beiträge zur Kenntnis der Trichombildungen am Perikarp der Kompositen. Österr. Bot. Z. 60: 132-136, 184-187.

HANELT, P., 1963: Monographische Übersicht der Gattung Carthamus L. (Compositae). Feddes Repert. 67: 41-180.

HARVEY, W.H., 1865: Compositae. In HARVEY & SONDER: Flora Capensis 3. Dublin.

HEERING, W. & C. GRIMME, 1911: Untersuchungen über die Weideverhältnisse in Deutsch-Südwestafrika. Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft 197: 1-143.

HEINECK, O., 1890: Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Fruchtschale der Kompositen. Diss. Giessen.

HESS, R., 1938: Vergleichende Untersuchungen über die Zwillings-Haare der Compositen. Bot. Jahrb. Syst. 68: 435-496.

HEYWOOD, V.H., J.B. HARBORNE & B.L. TURNER (eds.), 1977: The Biology and Chemistry of the Compositae 1, 2. London, New York, San Francisco.

HILL, J., 1761: The vegetable system...2(1). London.

HOFFMANN, O., 1890: Compositae. In ENGLER & PRANTL: Die Natürlichen Pflanzenfamilien 4 (5): 273-304.

-- 1893: Beiträge zur Kenntnis der Afrikanischen Flora. Neue Folge I, Compositae. Bull. Herb. Boissier 1: 71-90.

HOLUB, J. & Z. POUZAR, 1967: A Nomenclatural Analysis of the Generic Names of Phanerogams Proposed by F.M. Opiz in his Seznam Rostlin Květeny České. Folia Geobot. Phytotax. 2: 397-428.

HOLZHAMMER, M.-M., 1954: Beiträge zu einer Flora Südwest-Afrikas. Diss. München.

HUTCHINSON, J., 1917: Plants collected in the Percy Sladen Memorial Expeditions. Compositae. Ann. S. African Mus. 9: 361-430.

-- 1932: Notes on the Flora of Southern Africa: III. Kew. Bull. 1932: 510-512.

-- 1946: A Botanist in Southern Africa. London.

JACKSON, B.D., 1912: Index to the Linnean Herbarium. London.

JACOT GUILLARMOD, A., 1971: Flora of Lesotho (Basutoland). Lehre.

JACQUIN, N.J., 1796: Collectanea ad botanicam, chemiam, et historiam naturalem, spectantia 5 Suppl. Vindobonae.

JESSOP, J.P., 1964: Itinerary of Rudolf Schlechter's collecting trips in Southern Africa. J.S. African Bot. 30: 129-146.

JONES, A.G., 1976: Observations on the Shape and Exposure of Style Branches in the Astereae (Compositae). Amer. J. Bot. 63: 259-262.

JUEL, H. O., 1918: Plantae Thunbergianae. Uppsala, Leipzig.

KING, R. M. & H. W. DAWSON, 1975: Cassini on Compositae 1-3. New York.

KRAUSS, F., 1846: Beiträge zur Flora des Cap- und Natallandes. Regensburg.

KRUSE, J. & H. MEUSEL, 1972: Zur Blattfolge und Blattbildung einiger Cynareen-Gattungen 2. Acantholepis, Xeranthemum, Chardinia, Siebera, Amphoricarpus. Feddes Repert. 83: 289-308.

KUNTZE, O., 1891: Revisio generum plantarum 1. Leipzig, London, Milano, New York, Paris.

LACK, H. W., 1974: Die Gattung Picris L., sensu lato, im ostmediterran-westasiatischen Raum. Dissertationen der Universität Wien 116.

LAMARCK, J. B. A. P. M., 1783: Encyclopédie méthodique. Botanique 1 (1). Paris.

-- 1823: Tableau encyclopédique et methódique des trois règnes de la nature. Botanique 3. Paris.

LEISTNER, O. A., 1967: The Plant Ecology of the Southern Kalahari. Bot. Surv. S. Afr. Mem. 38.

LESSING, C. F., 1831: Synanthereae. In CHAMISSO & SCHLECHTENDAHL: De plantis in expeditione Speculatoria Romanzoffiana. Linnaea 6: 83-170.

LEVYNS, M. R., 1950: Compositae. In ADAMSON & SALTER: Flora of the Cape Peninsula. Cape Town, Johannesburg.

LINK, H. F., 1822: Enumeratio plantarum Horti Regii Botanici Berolinensis altera 2. Berolini.

LINNÉ, C., 1737: Hortus Cliffortianus. Amstelaedami.

-- 1753: Species Plantarum. Holmiae.

-- 1759 a: Systema naturae, ed. 10, 2. Holmiae.

-- 1759 b: Pugillus Jamaicensium Plantarum. Upsaliae.

-- 1763: Species Plantarum, ed. 2, 2. Holmiae.

LIPPERT, W., 1973: Revision der Gattung Aster in Afrika. Mitt. Bot. München 11: 153-258.

MARLOTH, R., 1908: Das Kapland, insonderheit das Reich der Kapflora, das Waldgebiet und die Karroo, pflanzengeographisch dargestellt. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee Exped. "Valdivia" 1898-1899 2 (3). Jena.

-- 1932: The Flora of South Africa 3. Cape Town, London.

MARTIN, A.R.H. & A.R.A. NOEL, 1960: The Flora of Albany and Bathurst. Grahamstown.

MASON, H., E. DU PLESSIS & Coll., 1972: Western Cape Sandveld Flowers. Cape Town.

MC KAY, H.M., 1943: Sketch map of Burchell's trek. J. S. African Bot. 9: 27-78.

MC VAUGH, R., 1977: Botanical Results of the Sessé & Mociño Expedition (1787-1803). I. Summary of excursions and travels. Contr. Univ. Michigan Herb. 11: 97-195.

MERXMÜLLER, H., 1950: Compositen-Studien I. Mitt. Bot. München 1: 33-46.

-- 1954: Compositen-Studien IV: Die Compositen-Gattungen Südwestafrikas. Mitt. Bot. München 1: 357-443.

-- 1967: Asteraceae. In MERXMÜLLER: Prodromus einer Flora von Südwestafrika. Fasc. 20. Lehre.

MEUSEL, H. & A. KÄSTNER, 1972: Übersicht zur systematischen Gliederung der Gattung Carlina. Feddes Repert. 83: 213-232.

MILLER, P., 1769: Allgemeines Gärtner-Lexicon 1. Nürnberg.

MOORE, S., 1904: Beiträge zur Kenntnis der afrikanischen Flora, Neue Folge XVI. Compositae. Bull. Herb. Boissier Sér. 2, 4: 1011-1021.

MURBECK, S.V., 1920: Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen II. Die Synaptospermie. Lunds Univ. Aorsskrift N. F. 17 (1): 1-52.

NEES v. ESENBECK, C.G., 1833: Genera et species Asterearum. Norimbergae.

NORDENSTAM, B., 1966: Euryops in South West Africa. Bot. Not. 119: 475-485.

-- 1968 a: The Genus Euryops, Part I. Taxonomy. Opera Bot. 20.

-- 1968 b: The Genus Euryops, Part II. Aspects of Morphology and Cytology. Bot. Not. 121: 209-232.

-- 1969: Phytogeography of the Genus Euryops (Compositae). A contribution to the phytogeography of Southern Africa. Opera Bot. 23.

OPIZ, F.M., 1852: Seznam Rostlin Květeny České. Prace.

PARKS, J.C., 1973: A Revision of North American and Caribbean Melanthera (Compositae). Rhodora 75: 169-210.

PHILLIPS, E. P., 1950: Descriptions and changes of name. J. S. African Bot. 16: 15-22.

-- 1951: The Genera of South African Flowering Plants. Bot. Surv. S. Afr. Mem. 25.

POTT, J. F., 1805: Index herbarii mei vivi. Brunovici.

PRASSLER, M., 1967: Revision der Gattung Ursinia. Mitt. Bot. München 6: 363-478.

PURSH, F., 1814: Flora Americae Septentrionalis 1. London.

RANGE, P., 1935: Die Flora des Namalandes. VIII. Feddes Repert. 38: 256-280.

REESE, G., 1969: Cytotaxonomische Untersuchungen an di- und tetraploiden Sippen von Eryngium campestre L. und einem Artbastard mit 2n = 15. Österr. Bot. Z. 117: 223-247.

RAVEN, P. H., O. T. SOLBRIG, D. W. KYHOS & P. SNOW, 1960: Chromosome Numbers in Compositae. I. Astereae. Amer. J. Bot. 47: 124-132.

RICE, E. G. & R. H. COMPTON, 1951: Wild Flowers of the Cape of Good Hope. Kirstenbosch.

ROBINSON, H. & H. D. BRETTELL, 1973: Tribal revisions in the Asteraceae. III. A new tribe, Liabeae. Phytologia 25: 404-407.

-- 1974: Studies in the Liabeae (Asteraceae). II. Preliminary survey of the genera. Phytologia 28: 43-63.

ROHR, J., 1792: Plantae-Slaegter poa St. Croix. med tilfoiede Anmaerkninger af Vahl. Skr. Naturhist. -Selsk. 2: 205-227.

ROMMEL, A., 1977: Die Gattung Amellus L. (Asteraceae - Astereae). Systematischer Teil. Mitt. Bot. München 13: 579-728.

ROTH, A. W., 1800: Catalecta botanica quibus plantae novae et minus cognitae describuntur atque illustrantur 2. Lipsiae.

ROTH, I., 1977: Fruits of Angiosperms. Berlin, Stuttgart.

SALISBURY, R. A., 1796: Prodromus stirpium in horto ad Chapel Allerton vigentium. Londini.

SCHEIBENZUBER, R., 1977: Gestalt und systematische Bedeutung der Achänen in der Gattung Mairea s. l. Zulassungsarbeit Inst. f. Syst. Bot. München.

SCHENK, -, 1877: Zur Kenntnis des Baues der Früchte der Kompositen und Labiaten. Bot. Zeitung (Leipzig) 35: 409-415.

SCHONLAND, S., 1919: Phanerogamic Flora of the Divisions of Uitenhage and Port Elizabeth. Bot. Surv. S. Afr. Mem. 1.

SCHULTZ, C.H. (Bipontinus), 1844: Enumeratio Compositarum a cl. Dr. Krauss annis 1838-40 in capite Bonae Spei et ad portum Natalensem lectarum I. Flora 27: 667-682.

-- 1863: Adnotationes in Cassiniaceas Wrightianas Cubenses, a cl. Grisebach determinatas. J. Bot. 1: 231-237.

SESSÉ, M. & J.M. MOCIÑO, 1887: Plantae Novae Hispaniae ed 1. Mexici.

SOLBRIG, O.T., 1963: The Tribes of Compositae in the Southeastern United States. J. Arnold Arbor. 44: 436-461.

-- 1967: Some Aspects of Compositae of Evolutionary Interest. Taxon 16: 304-307.

-- 1972: Cytology and cytogenetics of shrubs. In MC KELL, BLAIDELL & GOODIN: Wildland Shrubs their Biology and Utilization. Ogden, Utah.

-- 1977: Chromosomal cytology and evolution in the family Compositae. In HEYWOOD, HARBORNE & TURNER (eds.): The Biology and Chemistry of the Compositae 1, pp. 267-281. London, New York, San Francisco.

SOLBRIG, O.T., L.C. ANDERSON, D.W. KYHOS, P.H. RAVEN & L. RÜDENBERG, 1964: Chromosome Numbers in Compositae. V. Astereae II. Amer. J. Bot. 51: 513-519.

SOLBRIG, O.T., L.C. ANDERSON, D.W. KYHOS & P.H. RAVEN, 1969: Chromosome Numbers in Compositae. VII. Astereae III. Amer. J. Bot. 56: 348-353.

SØRENSEN, N.A., 1977: Polyacetylenes and conservatism of chemical characters in the Compositae. In HEYWOOD, HARBORNE & TURNER (eds.): The Biology and Chemistry of the Compositae 1, pp. 385-409. London, New York, San Francisco.

STEARN, W.T., 1973: Botanical Latin ed 2. Newton Abbot.

STEUDEL, E.T., 1821, 1840: Nomenclator botanicus ed. 1, ed. 2 (1). Stuttgartiae et Tubingae.

STUCKY, J. & R.C. JACKSON, 1975: DNA content of seven species of Astereae and its significance to theories of chromosome evolution in the tribe. Amer. J. Bot. 62: 509-518.

STUESSY, T.F., R.S. IRVING & W.L. ELLISON, 1973: Hybridization and Evolution in Picradeniopsis (Compositae). Brittonia 25: 40-56.

THUNBERG, C.P., 1800: Prodromus plantarum capensium 2. Upsaliae.

-- 1823: Flora capensis (ed. SCHULTES). Stuttgardtiae.

WALPERS, W.G., 1843: Repertorium botanices systematicae 2. Lipsiae.

WALTER, T., 1788: Flora Caroliniana. London.

WEIMARCK, H., 1941: Phytogeographical Groups, Centres and Intervals within the Cape Flora. Lunds Univ. Aorsskrift N. F. 37 (5): 1-143.

WERGER, M. J. A., 1973: Phytosociology of the Upper Orange River Valley, South Africa. Pretoria.

WILD, H., 1973: A new genus of Compositae (Astereae) from the Flora Zambesiaca area. Garcia de Orta, Sér. Bot. 1 (1-2): 67-68.

-- 1975: The Compositae of the Flora Zambesiaca Area, 4 - Astereae. Kirkia 10: 1-72.

WILLDENOW, C. L., 1803: Species plantarum 3 (3). Berolini.

-- 1809: Enumeratio plantarum Horti Regii Botanici Berolinensis. Berolini.

WIRTHMÜLLER, J., 1977: Karpologische Untersuchungen an australischen Astereen. Zulassungsarbeit Inst. f. Syst. Bot. München.